Bufadienolide und DNA-Sequenzen: Über Zusammenhalt und Aufteilung der *Urgineoideae* (*Hyacinthaceae*)

MARTIN F. PFOSSER & FRANZ SPETA

Abstract

Bufadienolides and DNA sequences: on lumping and smashing of subfamily *Urgineoideae* (*Hyacinthaceae*)

Subfamily *Urgineoideae* is chemotaxonomically characterised by the presence of bufadienolides, a group of cardiac active compounds absent in other subfamilies in *Hyacinthaceae*. However, many genera possess specific and unique compounds, which show enough variation for further and more detailed systematic analyses. Even within a single genus, characteristic compounds may be found which are unique for certain species or groups of related populations. Likewise, DNA sequence data show synapomorphies for subfamily *Urgineoideae* as a whole, thus allowing its discrimination from other subfamilies in *Hyacinthaceae*. On the other hand, genetic variation found in groups of related species facilitates lower level systematic differentiation. The genus *Urginea*, which is found in the Mediterranean, is not directly related to *Charybdis* but shows affinity to the S African genera *Duthiea* and *Ebertia* and the Indian *Indurgia indica* relationship. In the Mediterranean genus *Charybdis*, analysis of microsatellite data even presents enough variation to delimit geographical races. Molecular analysis of maternally inherited plastid DNA genomes suggests several cases of hybridizations resulting in allopolyploid complexes. For example, the hexaploid species *Charybdis maritima* is polyphyletic and represents at least two different relationships, one with *C. hesperia* as the female parent and another relationship with probably *C. numidica* as the female parent. Sister group to *Charybdis* is genus *Sekanama*, which is distributed south of the Sahara. Our data provide evidence that the S African relationship is enough diverse to warrant splitting into several monophyletic genera. According to our data, a broadly circumscribed genus *Drimia* sensu lato would require the recognition of a polyphyletic taxon unless the widely accepted genus *Schizobasis* is sunk into *Drimia*, too.

Key words

Subfamily *Urgineoideae*, phylogenetic relationship, *trnL*-intron, *trnL/F*-intergenic spacer, microsatellites, karyology of *Charybdis*, geographic distribution of the genera *Charybdis* and *Urginea*, cardiac active compounds, bufadienolides.

Stapfia 75,
zugleich Kataloge des OÖ. Landesmuseums,
Neue Folge Nr. 164 (2001), 177-250

Inhalt

Skilla, *Charybdis* und Kröten – von den Krötengiften in der Meerzwiebel

Eine der ältesten Heilpflanzen der Menschheit ist die Meerzwiebel (Abb. 1), deren Wirkstoffe schon von den Ägyptern und auch vom Leibarzt Neros zur Heilung der tödlichen Wassersucht benutzt wurden. Als Skilla (σκιλλα) der alten Griechen und *Scilla* der Römer war sie als Mittel mit magischer Heilkraft geschätzt und ist bis in unsere Tage als "Bulbus Scillae" den Apothekern ein Begriff. Die Herzwirksamkeit ihrer Inhaltsstoffe stand dabei nicht immer im Vordergrund der Anwendungen. Je nach Autor wurden ihr Heilwirkungen bei schlechter Verdauung, Asthma, chronischem Husten, Warzen, Fieber, Schwindel, geistiger Zerrüttung, offenen Wunden, Unterleibserkrankungen, Potenzschwäche, etc. bis hin als Mittel gegen Schlangenbisse zugesagt.

Gegenüber der seit Jahrtausenden praktizierten Anwendung als Heilmittel, ist die systematische Erforschung ihrer Wirkstoffe vergleichsweise sehr jung. Die Stoffgruppe der Steroide, der die Wirkstoffe der Meerzwiebel angehören, genauso wie viele lebenswichtige Substanzen wie Cholesterin, Vitamin D, Sexualhormone, aber auch todbringende wie die Pfeilgifte von Naturvölkern, wurden nämlich lange Zeit von der wissenschaftlichen Forschung wenig beachtet, da man sich keinen Reim auf die Chemie ihrer Wirkungsweise machen konnte. Zwar waren bereits im frühen 20. Jahrhundert die meisten klinischen Symptome entdeckt, die auf Steroid-Defekte im menschlichen Körper zurückzuführen sind, die tiefere Ursache dafür hatte man aber nicht verstanden. Einer der Pioniere in der Strukturaufklärung der Steroide war Heinrich WIELAND (1877-1957) aus Pforzheim. Aus dem Ohrendrüsensekret von 20.000 Kröten (Abb. 2) isolierte er mit seinen Assistenten das Herzgift der Kröten, dessen Bezeichnung Bufotoxin er vom wissenschaftlichen Namen der Kröte (*Bufo bufo* L.) ableitete. Die Wirkung dieser Substanz ähnelt der von *Digitalis* und erklärt den Gebrauch von Krötenhaut als Herzmittel in China seit Tausenden von Jahren. Im Jahr 1913 zeigten WIELAND und WEIL, dass die Steroide der



Abb. 1: Die Meerzwiebel (*Charybdis maritima* agg.) in voller Blüte Anfang September bei Igoumenitsa im Nordwesten Griechenlands. Foto: F. SPETA



Abb. 2: Erdkröte (*Bufo bufo* L.). Im Ohrendrüsensekret dieser Kröte kommt die herzwirksame Steroidverbindung Bufotoxin vor, die den Gebrauch von Krötenhaut in der chinesischen Medizin seit mehr als 4500 Jahren erklärt. Foto: S. WEIGL

Krötengifte eine Lactongruppierung enthalten. Dieser Lactonring wurde aber zunächst fälschlicherweise als Fünfring interpretiert (WIELAND & al. 1932). Im Jahr 1935 wurde dann erstmals am pflanzlichen Herzgift Scillaren A, dem mit den Krötengiften eng verwandten Hauptglykosid der Meerzwiebel, die Lactongruppierung richtig als Ring mit sechs Kohlenstoffatomen erkannt (STOLL & al. 1935). Ein Jahr später haben fast gleichzeitig WIELAND & al. (1936) und TSCHESCHE & OFFE (1936) den doppelt ungesättigten Lactonsechsring auch für die Krötengifte angenommen. Die chemische Struktur der herzwirksamen Steroide vom *Scilla-Bufo*-Typ wurde also erstmals an der Meerzwiebel aufgeklärt! Dieser Umstand mag vielleicht auch erklären, dass im Zuge der Vereinheitlichung der Nomenklatur der Steroide in den 50-er Jahren vorgeschlagen wurde, für die Derivate der Steroide des *Scilla-Bufo*-Typs den Namen Scillagenin bzw. Scilldienolid zu verwenden (STOLL 1951). Die "Krötenlobby" hat sich aber letztlich durchgesetzt, sodass heute die Bezeichnung Bufadienolide sowohl für die Herzgifte der Kröte als auch für die der Meerzwiebel verwendet wird.

Auch wenn die Meerzwiebel die Ehre hat, mit ihren Inhaltsstoffen zur erstmaligen Strukturaufklärung beigetragen zu haben, sollte aber nicht verschwiegen werden, dass die erste dokumentierte Verwendung der Krötenhaut als Herzmittel wahrscheinlich von der Meerzwiebel kaum unterboten werden kann. Das mehr als 4500 Jahre alte Dokument *Pun Tsao* aus dem alten China listet bereits in einer Reihe von Rezepten aus pflanzlichen und tierischen Extrakten die getrocknete Krötenhaut als Heilmittel auf (METTLER 1947). Im Vergleich dazu erscheint die Erwähnung der Meerzwiebel im medizinischen Papyrus EBERS (um 1600 v. Chr.) fast ein Jahrtausend später als nahezu modern (vergl. aber dazu den Exkurs über die kritische Interpretation des Papyrus EBERS, Appendix 1).

Finden wir uns also damit ab, dass die herzwirksamen Substanzen der Meerzwiebel die Krötengifte sind. Aber was ist dann eigentlich die Meerzwiebel? Trotz ihres hohen Bekanntheitsgrades und der langen Geschichte ihrer Verwendung als Heilpflanze gibt die Meerzwiebel den Systematikern tatsächlich immer noch Rätsel auf. Jahrhunderte hindurch schien zunächst alles klar zu sein, der Name *Scilla* war ausschließlich für die Meerzwiebel reserviert (BAUHIN 1623). Erst TOURNEFORT (1694) kam auf die unselige Idee, sie wegen der weißlichen und sternförmigen Blüten in seine Gattung *Ornithogalum* einzubeziehen. Und schließlich machte LINNÉ (1753; 1754) einen groben, entscheidenden Fehler: Er verwendte den Gattungsnamen *Scilla* so, dass er in erster Linie für "Hyacinthus stellaris" der Altvorderen (BAUHIN 1623) angewendet werden musste, die Meerzwiebel gliederte er ihr wohl nur der alten Tradition wegen ein.

Einer, der zweifellos auch ein getreuer Gefolgsmann von LINNÉ war, unterrichtete in Wien an der Universität Botanik: Nicolaus Joseph JACQUIN (1727-1817). Er war von Gerard van SWIETEN (1700-1772), dem Leibarzt der Kaiserin Maria Theresia, nach Wien geholt worden, jenem großem Arzt, der die Meerzwiebel gegen die Wassersucht sehr hoch schätzte. JACQUIN hatte Zugang zu den kaiserlichen Glashäusern, in denen u. a. eine Anzahl Zwiebelpflanzen aus Südafrika gezogen worden sind. Viele davon waren von den kaiserlichen Gärtnern Franz BOOS und vor allem von Georg SCHOLL am Kap der guten Hoffnung zusammengetragen worden. Die beiden segelten im Auftrag des Kaisers nach Südafrika. Gegen Ende Mai 1786 kamen sie am Kap an und begannen zu sammeln. BOOS segelte am 18. 2. 1787 zu den Mascarenen und traf im April auf Mau-

ritius ein. Am 20. 1. 1788 kam er wieder an das Kap zurück und organisierte den Transport seiner und der von SCHOLL gesammelten Pflanzen. Am 5. 2. 1788 segelte BOOS mit 10 Kisten getrockneter Pflanzen, Samen, Zwiebeln, Vogelbälgen und Tierhäuten, 2 lebenden Zebras, 11 Affen und 250 Vögel ab und kam am 17. 6. 1788 in Triest an. Aus Platzmangel und weil er den Transport von weiterem Material zu organisieren hatte, ist SCHOLL am Kap zurückgeblieben (GUNN & CODD 1981: 99). Erst 1799, nachdem er 13 Jahre am Kap zugebracht hatte, kehrte er nach Wien zurück. Selbstverständlich hatte er in diesen Jahren für den Kaiser Pflanzen und Tiere gesammelt (GUNN & CODD 1981: 317; HILLBRAND-GRILL & RIEDL-DORN 1997: 117)!

Unter den in Wien zahlreich vorhandenen Hyacinthaceen befanden sich auch etliche Meerzwiebelverwandte, die JACQUIN zu *Ornithogalum*, *Anthericum* oder *Hyacinthus* stellte, nur für eine Gruppe von Arten schuf er die neue Gattung *Drimia* und damit die erste Gattung der *Urgineoideae*!

Erst RAFINESQUE (1837) und SALISBURY (1866) haben u. a. an den herrlichen Kupferstichen JACQUINS erkannt, dass es sich dabei um die eine oder andere neue, noch unbeschriebene Gattung handelt und im Zuge einer rigorosen Zergliederung und Neugestaltung der LINNÉ'schen Großgattungen *Scilla*, *Hyacinthus* und *Ornithogalum* auch neue Gattungen beschrieben. Die Gattung *Scilla* wollten beide im alten Sinn für die Meerzwiebel erhalten wissen. Sie wurden totgeschwiegen und verachtet, es war schlichtweg Beleidigung des großen Botanikers LINNÉ, die seine Schüler und Anhänger nicht dulden konnten.

Etwa zur selben Zeit hatte STEINHEIL (1834a, b, 1836) die nordafrikanischen Scillen aufzuteilen begonnen. Er schuf die Gattung *Urginea* (1834b: 322), als deren Typusart er *U. fugax* bestimmte, der er auch die mediterranen Meerzwiebeln und jene südafrikanischen *Anthericum*-Arten JACQUINS einverleibte, die heute bei *Tenicroa* zu stehen kommen. Schon 1836 merkte er, dass die Meerzwiebeln nicht in seine Gattung *Urginea* passen und beschrieb für sie die Gattung *Squilla*. Diesen Gattungsnamen haben nachher nur JORDAN & FOURREAU (1866, 1867) benutzt.

Von großem Einfluss waren die Revisionen von BAKER (1871, 1873). Er hat die enger gefassten Gattungen SALISBURYS (1866) mit Ausnahme von *Rhadamanthus* nicht übernommen, sondern im allgemeinen ein weites Gattungskonzept verwendet. Die Gattung *Urginea* hat er im ursprünglichen weiten Sinn STEINHEILS gesehen und ausgebaut, was bis zu JESSOP (1977) breite Anerkennung gefunden hat.

JESSOP (1977: 269) hat dann in seine *Drimia*-Gruppe die Gattungen *Rhadamanthus* SALISB., über die NORDENSTAM 1970 eine Revision geschrieben hatte, *Litanthus*, *Bowiea* HARV. ex HOOK. f., *Schizobasis* BAKER und *Drimia* JACQ. gestellt. Der Gattung *Drimia* hat er *Urginea* STEINH., *Sypharissa* SALISB. (= *Tenicroa* RAF.), *Thuranthos* C. H. WRIGHT, *Urgineopsis* COMPTON und *Physodia* SALISB. (= *Fusifilum* RAF.) einverleibt. Viele haben sich mit seinem weiten Art- und Gattungskonzept nicht anfreunden können (HILLIARD & BURT 1982: 286; 1985: 252, OBERMEYER 1980: 139; DEB & DASGUPTA 1974, 1982; SPETA 1980, 1998a, b). Nur STEDJE (1987; 1996; 2000) hat es übernommen und GOLDBLATT & MANNING (2000: 710) haben es konsequent zu Ende gedacht: Für sie gibt es nur noch *Bowiea* und *Drimia*!

In den letzten Jahren konnte allerdings unter Verwendung karyologischer, chemotaxonomischer, morphologischer und molekularer Daten gezeigt werden, dass die *Hyacinthaceae* in vier Unterfamilien unterteilt werden können (PFOSSER & SPETA 1999;

SPETA 1998a; b). Die Meerzwiebel konnte dabei eindeutig als Vertreterin der Unterfamilie *Urgineoideae* erkannt werden und kann deshalb nicht direkt mit der Gattung *Scilla* (Unterfamilie *Hyacinthoideae*) verwandt sein. Schenkt man der jüngsten Literatur Glauben, so scheint eine weitere Gliederung der *Urgineoideae* in natürliche Gruppen nicht zu gelingen, da der vorhandenen Variabilität nur mit weit gefassten Gattungsbegriffen begegnet wird (GOLDBLATT & MANNING 2000; STEDJE 2000). Das Resultat dieser Bestrebungen war eine Reduktion der zum Teil bereits bestehenden Gattungen auf die Gattung *Bowiea* mit ein bis zwei Arten und die Gattung *Drimia*, in der versucht wird, die restliche Unterfamilie unterzubringen. Dass diese Lösung aber selbst für ihre Erfinder GOLDBLATT & MANNING (2000) nicht zufriedenstellend ist, zeigt die Tatsache, dass sie in ihrem "Conspectus of the Cape flora of South Africa" versuchen, doch noch eine Gliederung herbeizuführen, indem sie die Gattung *Drimia* in "Gruppen" unterteilen (*Drimia*-group, *Litanthus*-group, *Rhadamanthus*-group, etc.). Also auch sie glauben verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den einzelnen Arten erkennen zu können! Unabhängig davon, ob ein Zusammenfassen in Gattungen oder in Gruppen der Weisheit letzter Schluss sein wird, besteht die Aufgabe der Systematik doch letztlich darin, Grundlagen zu entwickeln, die eine Vorstellung über den Verlauf der Evolution ermöglichen. Das ist umso bedeutender, wenn in einer Gruppe von Organismen hochwirksame und auch toxische Substanzen vorkommen, wie es die Herzgifte der *Urgineoideae* nun einmal sind. Gerade in jüngster Zeit wurde über weitere therapeutische Einsatzmöglichkeiten der Bufadienolide nachgedacht, da sie sich in Zellkulturexperimenten als hemmend auf das Wachstum bestimmter Krebszellen (CHEN & al. 2000, INADA & al. 1999, KUROSAWA & al. 2000) erwiesen hatten, sowie eine Wirkung in der Immunsuppression (TERNESS & al. 2001) gezeigt hatten. Sollten sich diese Befunde bestätigen, könnte bei einer ausgearbeiteten und genügend gut differenzierten Phylogenie gezielt nach weiteren Substanzen mit ähnlichen Wirkungen gesucht werden. - Dieser Herausforderung und Verantwortung wollten wir uns nicht entziehen.

Untersuchte Pflanzen

Die vorliegende Untersuchung basiert auf Lebendmaterial, das zum überwiegenden Teil aus Wildherkünften stammt und zur Zeit in den Sammlungen des Botanischen Gartens in Wien (HBV) und den Sammlungen des Biologiezentrums in Linz (LI) kultiviert wird. Um einen möglichst vollständigen Überblick über die Meerzwiebel-Verwandtschaft geben zu können, wurden von verschiedenen Sammlern lebende Pflanzen bzw. Silika-Gel getrocknete Blattproben zur Verfügung gestellt und in die Untersuchungen miteinbezogen. In wenigen Fällen musste aus Mangel an lebenden Pflanzen auf Blattmaterial aus Herbarbelegen bzw. Samenproben zurückgegriffen werden. Da einige Kollektionen erst seit kurzem zugänglich sind, war es nicht in allen Fällen möglich, endgültige Bestimmungen bis auf Artniveau durchzuführen. Sämtliche lebende Pflanzen werden zur Zeit im Botanischen Garten der Universität Wien kultiviert, sodass in absehbarer Zeit die fehlenden Bestimmungen ergänzt werden können. Informationen zu den untersuchten Taxa sind im Internet über den Tree of Life (http://Ag.Arizona.Edu/tree/life.html) zugänglich und werden in regelmäßigen Abständen aktualisiert (PFOSSER & SPETA 2001). Zusätzlich zu Einzelpflanzen, die immer wieder von verschiedenen Sammlern erhalten wurden, konnten einige größere Spezialkollektionen im Rahmen dieser Untersuchung bearbeitet werden (Tab. 1).

Eine Liste sämtlicher molekulargenetisch untersuchter Pflanzen befindet sich im Appendix 2. Verbreitungskarten wurden mit dem Computerprogramm GRASS-GIS unter Zuhilfenahme der entsprechenden Florenwerke (z. B. EL-GADI 1978, MAIRE 1958, MEIKLE 1985, PIGNATTI 1982) erstellt. Herbarbelege sind in LI hinterlegt.

Kollektion	Gattungen	Region	Sammeljahr(e)
I. Ebert	diverse	Senegal, Guinea	1995, 1996
S. Jha	*Indurgia*	Indien	2000
Inst. f. Pharmakognosie	*Charybdis*	Mediterranraum	1970-2000
M. Pfosser	*Rhadamanthus*	Madagaskar	2000
F. Speta 1	*Charybdis, Urginea*	Mediterranraum	1970-2000
F. Speta 2	diverse	Namibia, Botswana, Zimbabwe	2000
W. Wetschnig	diverse	S Afrika	1980
G. Wrinkle	diverse	Afrika	2000

Tabelle 1. Untersuchte Kollektionen mit Gattungen der Unterfamilie *Urgineoideae*.

Molekulare Analysen - Methodik

DNA Extraktion

Frisches Pflanzenmaterial wurde lyophilisiert und anschließend in einer Kugelmühle zu einem feinen Pulver vermahlen. Die Extraktion der Gesamt-DNA erfolgte durch Inkubation in 700 µl CTAB-Puffer (2% CTAB, 100 mM Tris-HCl, 1,4 M NaCl, 20 mM EDTA, 0,2% Mercaptoethanol, pH 8.0) für 30 min bei 60°C. Nach Zugabe von 500 µl Chloroform/Isoamylalkohol (24:1) wurde der Extraktions-Mix für 15 min bei 4°C inkubiert und anschließend zentrifugiert (14000 rpm, 5 min). Aus dem klaren Überstand wurde die DNA durch Überschichten mit 500 µl Isopropanol bei –20°C gefällt, mit 70% Ethanol gewaschen, getrocknet und in 100 µl TE-Puffer resuspendiert.

DNA Sequenzierung

Zwei nicht codierende Bereiche des Plastidengenoms wurden sequenziert. Das *trnL(UAA)*-Intron und der intergenische spacer (IGS) zwischen dem *trnL(UAA)-3´*-Exon und dem *trnF(GAA)*-Gen wurden gemeinsam in einer PCR-Reaktion amplifiziert (PFOSSER & SPETA 1999). Die amplifizierten doppelsträngigen DNA-Fragmente wurden verdünnt (1:5), nach dem Protokoll des DYEnamicET Cycle Sequencing-Kits (Amersham Pharmacia, USA) Fluoreszenzmarkiert und direkt im automatischen Sequenzierer ABI377 (Perkin Elmer, UK) sequenziert. Beide DNA-Stränge wurden unter Verwendung von nested-sequencing-Primern sequenziert (PFOSSER & SPETA 1999). Die Analyse der poly-T-Mikrosatellitenregion in der IGS Sequenz (Nukleotidpositionen 823-839 der Datenmatrix) für die Gattung *Charybdis* erfolgte mit den Primern A1 (5´-GGTTCAAGTCCCTCTATCCC-3´) und A2 (5´-AGGATTTTCAGTCCTCTGCTC-3´). Im Fall von Inkongruenzen der Basenabfolge zwischen vorwärts- und komplementärem DNA-Strang wurden weitere Sequenzreaktionen bzw. PCR-Amplifikationen durchgeführt bis eine Genauigkeit jeder Sequenz von mindestens 99% erreicht wurde, bei *Charybdis* mind. 99,9% (gemessen am Anteil nicht eindeutig identifizierbarer Nukleotidpositionen an der Gesamtsequenz).

Datenanalyse

Sequenzbearbeitungen und phylogenetische Analysen wurden in einem Digital Alpha 1000A 5/400 Server unter dem

Betriebssystem Digital Unix V.4.0D. durchgeführt. Homologe Bereiche in den DNA-Sequenzen wurden mit Hilfe des PileUp-Programmes des GCG-Software-Paketes (Genetics Computer Group 1994) vorgruppiert. Das endgültige Alignment wurde unter visueller Kontrolle durchgeführt. Die Sequenzen wurden an beiden Enden soweit beschnitten, dass mehrdeutige Positionen in unmittelbarer Nähe der Sequenzierprimer nicht mitanalysiert wurden. Alle Sequenzen sind in der EMBL-Datenbank hinterlegt und sind über das Internet über die Schnittstelle zur Datenbank in der Tree of Life Internet Publikation *Hyacinthaceae* (PFOSSER & SPETA 2001) zugänglich. Phylogenetische Analysen unter dem Maximum-Parsimony-Kriterium (MP) bzw. Neighbor-Joining-Algorithmus (NJ) wurden mit dem Computerprogramm PAUP Version 4.0b4 (SWOFFORD 1998) durchgeführt. MP-Trees wurden nach 1000 Wiederholungen bei Random-Sequence-Addition und Tree-Bisection-Reconnection (TBR) Branch-Swapping unter dem Fitch-Kriterium (FITCH 1971) gewonnen. Zuletzt wurden 10.000 Fast-Bootstrap-Wiederholungen durchgeführt um Konfidenzgrenzen für die erhaltenen tree-Topologien zu bestimmen. Insertionen und Deletionen (Indels) in der Datenmatrix wurden als zusätzliche Merkmale gewertet und phylogenetische Analysen wurden sowohl mit als auch ohne Einbeziehung der Insertionen/Deletionen gerechnet. Tree-Manipulationen wurden mit dem Programm MacClade Version 3.06 durchgeführt (MADDISON & MADDISON 1992).

Die Gattungen der Urgineoideae und ihre Inhaltsstoffe

Eingehende Studien und vor allem die DNA-Sequenzen haben eine neue Gattungsgliederung der Unterfamilie *Urgineoideae* notwendig gemacht. Weil großangelegte Revisionen bisher mit einer Ausnahme (TANG 1998 hat *Physodia* = *Fusifilum* untersucht) fehlen, sind die Beschreibungen natürlich noch lückenhaft, aber als erster Wegweiser vielleicht brauchbar. Wir haben uns deshalb bemüht, Abbildungen beizufügen oder zumindest auf solche zu verweisen.

RAFINESQUE (1837) und SALISBURY (1866), die Befürworter kleinerer natürlicher Gattungen waren, wurden nämlich häufig beim Studium von Abbildungen zur Beschreibung neuer Gattungen inspiriert. Insbesondere die meisterlichen, kolorierten Kupferstiche in JACQUINS Prachtbänden sind auf diese Art und Weise zum Fundament neuer Gattungen geworden, geben aber auch die Möglichkeit nachzuvollziehen, inwieweit der Habitus einer Art wirklich (oder vermeintlich) Neues zu erkennen erlaubt. Weil viele der kostbaren alten Werke heute unter Verschluss gehalten werden und schwer zugänglich sind, sollen sie soweit sie die Systematik der Meerzwiebel-Verwandtschaft beeinflusst haben, in den Text eingebaut werden. Manche ältere Beschreibung ist von einer Abbildung begleitet, auch diese sollen wiedergegeben werden, um das Gespür für die noch fremden Gattungen aufzubauen. Fallweise standen zudem rezente Fotografien zur Verfügung, die die eine oder andere Lücke schließen helfen sollen.

Hinsichtlich des Auftretens der herzwirksamen Bufadienolide wurden wegen der vielen Irrtümer, die beim Bestimmen der Arten und bei der Ermittlung der Inhaltsstoffe auftraten, nur vertrauenswürdige Angaben aufgenommen.

Boosia SPETA, Stapfia 75: 168 (2001)

Typus generis: *Boosia macrocentra* (BAKER) SPETA

Die Abbildung auf Tafel 142 in den “Flowering plants of South Africa”, 4. Band (1924) vermittelt einen guten Eindruck der Typusart der neuen Gattung (Abb. 3).

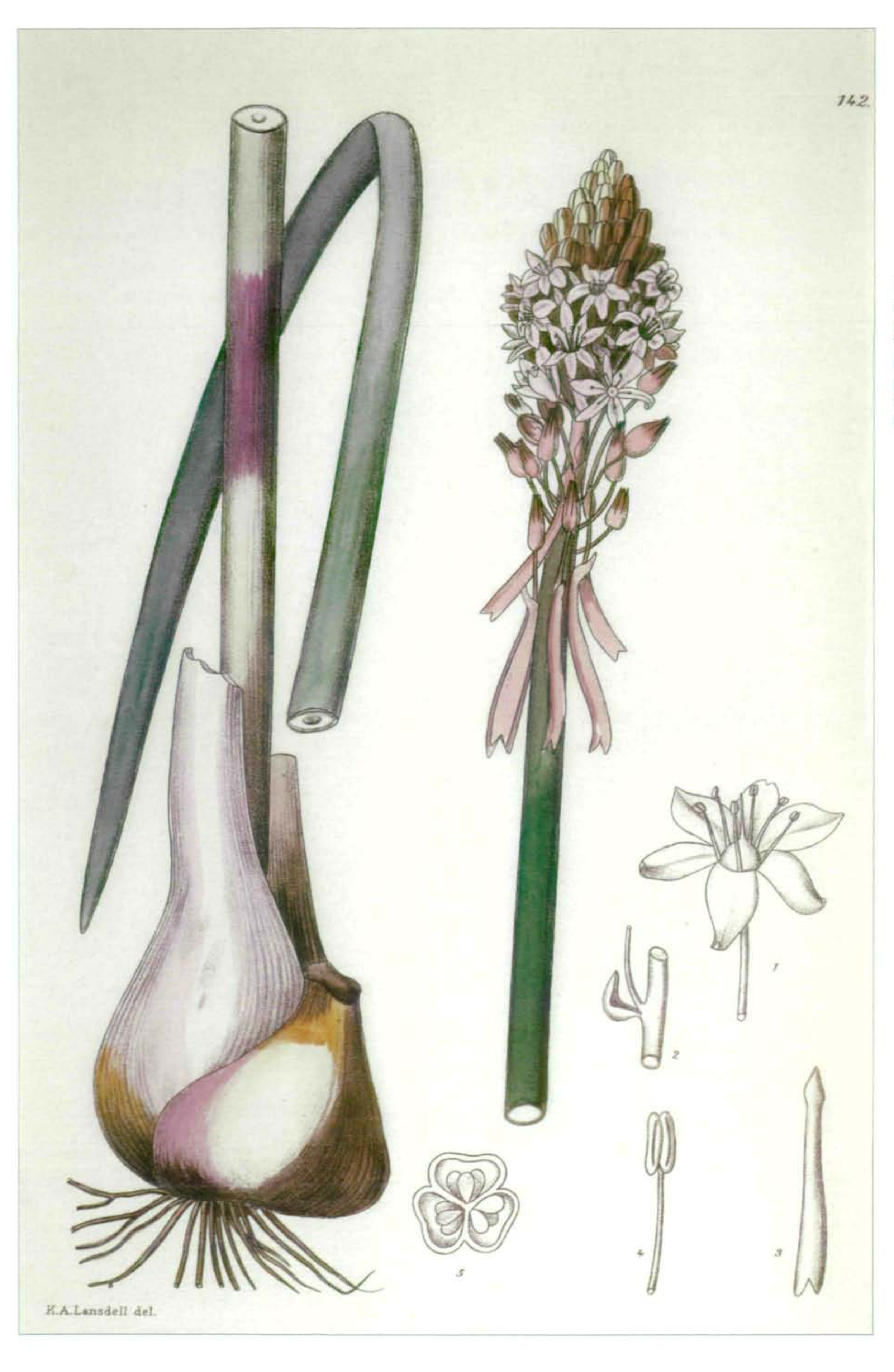


Abb. 3:
Boosia macro-centra.
Tafel 142 aus Flowering plants of South Africa, Band IV. (1924)

Beschreibung: Zwiebel 30-50 mm lang, ovoid bis kugelig, 1 teretes Laubblatt, proteranth, 0,4-1 m lang, 1,5 cm im Durchmesser, Schaft 25-80 (-90) cm lang mit 50-100 Blüten. Brakteen 4-5 mm lang, braun oder rosa bis orange, unterste 2 oder 3 mit einem 2,5-3,8 cm langen Sporn. Pedizellen (2-) 7-10 (-12) mm lang. Perigon weiß oder rosa, weniger als 1 mm verwachsen, 6-7 (-8) mm lang. Fruchtknoten ovoid, 10-15 Samenanlagen je Fach, Griffel 1,5-3 mm lang, Samen flach, asymmetrisch, ca. 5 mm lang. Chromosomenzahl 2n = 24.

Inhaltsstoffe: Unbekannt.

Bowiea HARVEY ex HOOK. f., Bot. Mag. 93: t. 5619 (1867)

Typus generis: *Bowiea volubilis* HARVEY ex HOOK. f.

Zur Veranschaulichung der ungewöhnlichen Gattung haben wir die Abbildung auf Tafel 5619 gewählt (Abb. 4). Ein Foto einer Einzelblüte wird auf Abb. 5 wiedergegeben.

Beschreibung: Adulte Zwiebeln kugelig, oberirdisch, ohne Laubblätter. Jungzwiebeln mit (breiten) Laubblättern. Wurzeln dick und verzweigt. Zwiebelblätter grün, scheidenförmig (Niederblätter), leben einige Vegetationsperioden. Infloreszenz grün, dünn, windend, stark verzweigt (Mehrfachtraube). Blüten monözisch oder diözisch. Perigonblättchen grünlich, zurückgeschlagen, trocken erhalten bleibend. Filamente kurz, dreieckig. Fruchtknoten halb unterständig, grün, pro Fruchtknotenfach ca. 5 Samenanlagen. Griffel kurz. Kapsel papierartig. Samen flach, länglich, Testa lose, glänzend schwarz. Keimblatt epigäisch, im ersten Jahr folgt ein Laubblatt. Chromosomenzahl 2n = 20.

Inhaltsstoffe: Nach JARETZKY (1935) und SCHEERMESSER (1936) besitzen die Zwiebeln von *Bowiea volubilis* eine erhebliche Wirkung auf das Froschherz. Dies veranlasste T. REICHSTEIN, sich Zwiebeln aus Südafrika zu besorgen. J. GERSTNER aus Johannesburg übersandte welche, doch gleich anfangs zeigte sich eine Komplikation botanischer Natur: "Nach Dr. GERSTNER's Mitteilung gibt es zwei Sorten von *Bowiea volubilis* HARVEY. Eine Sorte mit sehr großen, äußerlich grünen Zwiebeln (8-12 cm Durchmesser) wurde von Dr. GERSTNER als *Bowiea volubilis* "grün" bezeichnet, die andere Sorte mit viel kleineren, äußerlich weißen Zwiebeln (3-6 cm Durchmesser) als *Bowiea volubilis* "weiß". Die weißen Zwiebeln wachsen unter der Erde, während die großen grünen zur Hälfte und mehr aus dem Boden hervortreten. Es ließ sich bis jetzt nicht ermitteln, ob es sich um eigentliche Varietäten oder nur um Standortvarianten handelt. Nach Angaben der Eingeborenen soll die Wirkung beider dieselbe sein. Meines Wissens sind bis jetzt keine Varietäten von *Bowiea volubilis* HARVEY beschrieben worden. Die weißen Zwiebeln wuchsen im Regenwald und dessen Ausläufern im schwarzen Waldboden. Die Zwiebeln dieser Form werden aber auch etwas grün, wenn sie exponiert werden. Die grüne Form wächst im trockenen Buschfeld (Heide), auf der Savanne entlang der Flüsse sowie zwischen Bergwald und Galeriewald auf Felsen. Durchschnittliches Gewicht der weißen Zwiebel 30-110 g, der grünen 250-700 g. "Das Zwiebelmaterial wurde bei Donnybrook, Natal (Südafrika) ... gesammelt." (KATZ 1950: 1421). "Nach einer Mitteilung von Dr. POLE-EVANS, Natal, sind jedoch die jungen Zwiebeln weiß und die älteren grün" (KATZ 1953: 1344). Von KATZ wurden 1950 weiße, 1954 grüne Zwiebeln extrahiert. Die von GERSTNER gesammelten weißen Zwiebeln enthielten wie drei Aufsammlungen grüner Zwiebeln von POLE-EVANS Bovosid A, die grünen Zwiebeln von GERSTNER nicht.

KATZ (1954: 370) isolierte auch aus *B. kilimandscharica* MILDBR. aus Kenya

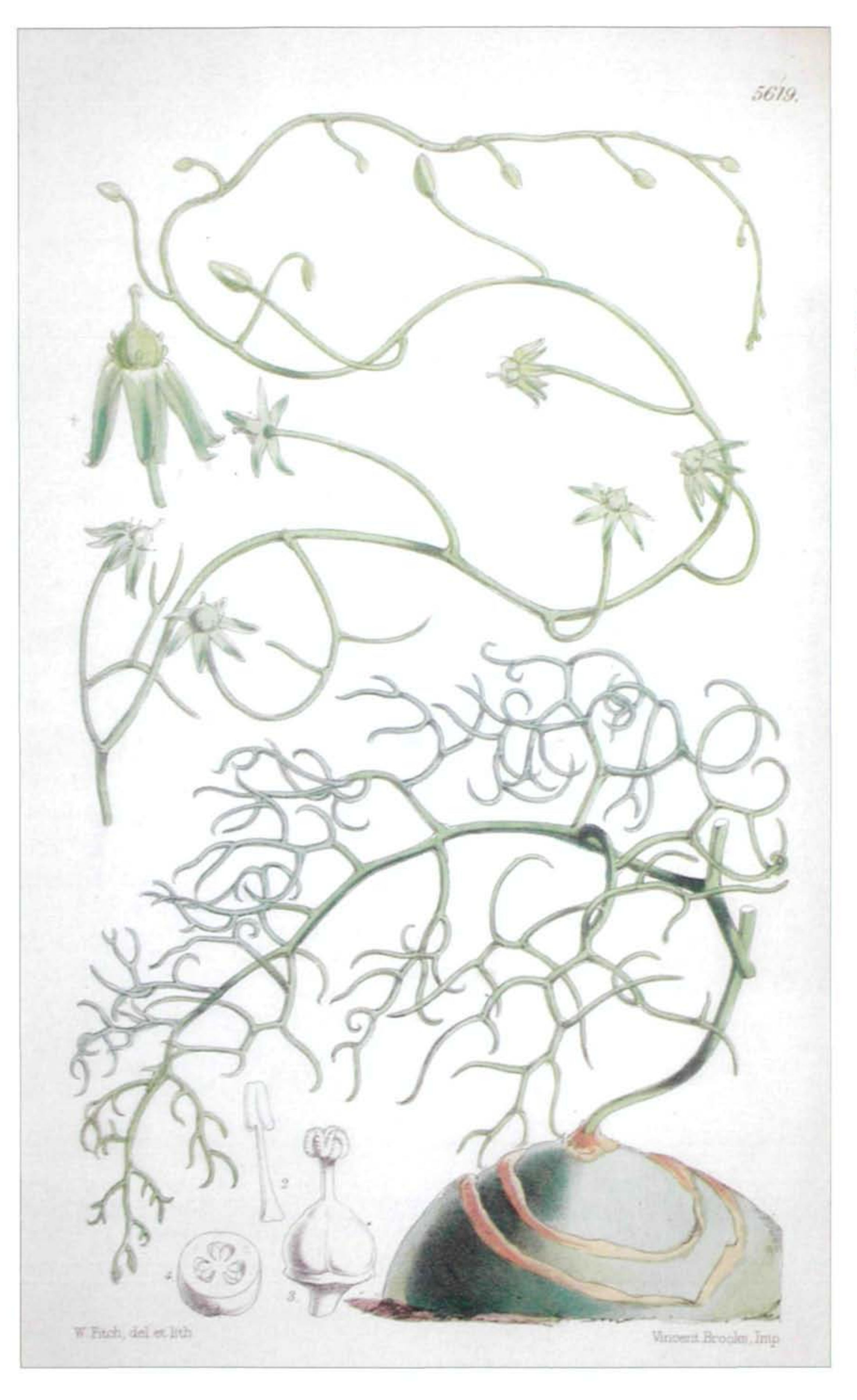


Abb. 4:
Bowiea volubilis.
Tafel 5619 aus Botanical Magazine 93. (1867)

Bovosid A und zweifelt die Artselbstständigkeit an. DIETTRICH & LUCKNER (1992: 536, 538) führen *Bowiea kilimandscharica* und *B. volubilis* getrennt auf. *B. volubilis* enthält folgende Bufadienolidglykoside, deren Struktur bisher nur teilweise aufgeklärt werden konnte: Identifiziert wurden die Bovogenin-A-glykoside Bovosid A (Bovogenin-

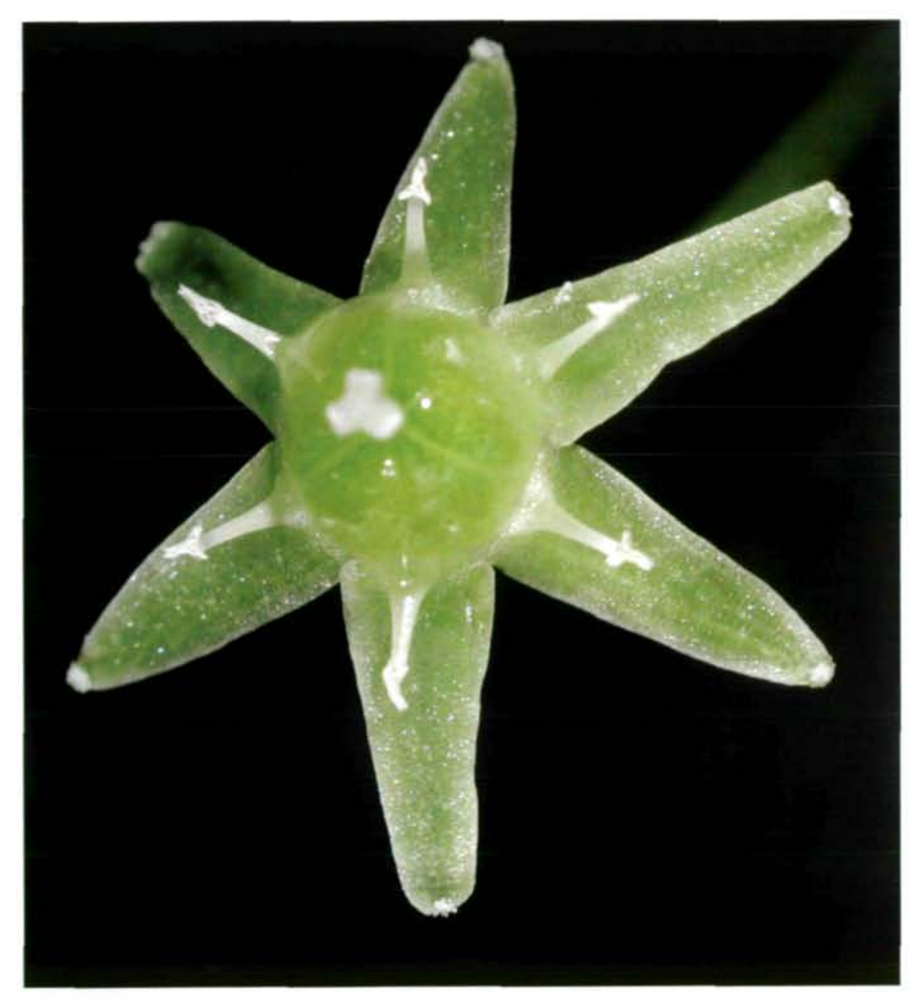


Abb. 5:
***Bowiea volubilis*.**
Detailaufnahme einer Einzelblüte aus dem Botanischen Garten, Wien.
Foto: M. PFOSSER.

A-α-L-thevetosid) und Glucobovosid A (Bovogenin-A-α-L-thevetosido-β-D-glucosid), die Thevetoside der unbekannten Genine Bovosid D (= Bovochrysoid), Bovokryptosid, Bovopurpurosid (= Monocetylbovochrysoid) und Bovonbosid sowie die Genine Bovoeolotoxin (= Bovogenin E, früher Bovogenin A), Bovoxanthotoxin, Bovoerythrotoxin, Bovocyanotoxin, Kilimandscharotoxin (früher Kilimandscharogenin B) und Scilliglaucosidin. Aus *B. kilimandscharica* wurden weiters Bovosid B und Bovosid C isoliert. Ob mit der Beschreibung von *B. gariepensis* JAARSVELD die botanischen Ungereimtheiten gänzlich aus dem Weg geräumt sind, könnte durch neuerliche Studien an den Bufadienoliden getestet werden.

Bemerkungen: Unseres Erachtens ist die Zugehörigkeit der Gattung *Bowiea* zu den *Urgineoideae* vor allem durch das Vorkommen von Bufadienoliden abgesichert. Wie viele Arten nun tatsächlich vorhanden sind, ist noch nicht hinreichend untersucht. BRUYNS & VOSA (1987) halten *B. kilimandscharica* MILDBRAED für ein Synonym von *B. volubilis*. Diese Ansicht wird durch das Bufadienolidmuster gestützt. Auch die DNA-Sequenzen sprechen dafür.

Die von JAARSVELD (1983) beschriebene *B. gariepensis* wird von BRUYNS (in BRUYNS & VOSA 1987: 291) als Unterart zu *B. volubilis* HARVEY ex. J. D. HOOKER gestellt. REID & al. (1990) hingegen tragen eine Anzahl von Unterscheidungsmerkmalen zusammen und plädieren für eine Einstufung im Artrang. In Namibia wächst zufolge der Arealkarte bei BRUYNS & VOSA (1987: 290) nur *B. gariepensis*, und zwar nur ganz im Süden des Landes. KOENEN (1996: 87) verweist aber nur auf die Anwendung von *B. volubilis* in Südafrika. Auf Bufadienolide hin hat sie leider noch keine spezielle Untersuchung erfahren.

Eine offene Frage ist nach wie vor, wie die von KATZ geschilderten beiden Zwiebeltypen aus Natal zu bewerten sind und welcher Art das abweichende Bufadienolidmuster zuzuordnen ist.

Bowiea volubilis ist ein fixer Bestandteil des Sortiments botanischer Gärten, weil sie durch das Fehlen von Laubblättern im adulten Zustand und das Auftreten eines vielfach sparrig verzweigten, grünen rankenden Stengels ein sehr exotisches Aussehen hat. Schon IRMISCH (1879) hat sich sehr eingehend mit der Morphologie dieser Art vom

Sämling über die Jugendstadien bis zur blühenden Pflanze beschäftigt. Da sie nun als Schwestergruppe aller übrigen *Urgineoideae* in den DNA-Sequenzkladogrammen aufscheint, wird sie darüberhinaus zusätzlich ins Zentrum des Interesses gerückt.

Schon JARETZKY (1935) und dann von seinem Dissertanten SCHEERMESSER (1936) wird auf ihre ungewöhnlich starke Herzwirksamkeit hingewiesen. Dank der Untersuchungen von KATZ sind einige Bufadienolide zur Aufklärung gekommen (DIETTRICH & LUCKNER in HAGER 1992: 536, 538, HEGNAUER 1963: 306, 1986: 692). Es wäre aber angebracht, *Bowiea* mit modernen Methoden neuerlich zu untersuchen.

Charybdis SPETA, Phyton (Horn) 38: 58 (1998)

Typus generis: *Charybdis maritima* (L.) SPETA

Ein Foto, das von R. ZARRE auf der Insel Korfu bei Sidári am 7. 9. 2000 angefertigt wurde, soll den Blick für diese Gattung schärfen (Abb. 6).

Beschreibung: Zwiebeln groß, aus Niederblättern und Laubblatt-Basen von ca. 3 Jahren. Laubblätter breit, proteranth mit Ruheperiode vor der Blütezeit. 1 langer, tereter Schaft mit dichter, vielblütiger Traube. Blüten bleiben, wenn nicht bestäubt, trocken am Pedicellus. Perigon kurz verwachsen, weiß mit grünlichem, bräunlichem oder purpurrötlichem Mittelstreif an der Unterseite, Filamente spitz dreieckig, basal miteinander und mit dem Perigon verwachsen. Fruchtknoten langgestreckt, je Fach mit ca. 20 Samenanlagen. Griffel relativ kurz, nur wenig länger als der Fruchtknoten, mit unauffälliger Narbe. Kapsel papierartig, Samen abgeflacht, Testa lose, glänzend schwarz. Keimblatt epigäisch mit darauffolgenden Laubblättern. Chromosomenzahlen: 2n = 20, 30, 40, 60.

Inhaltsstoffe: Detaillierte Zusammenstellungen über die Bufadienolide der einzelnen *Charybdis*-Arten befinden sich in KRENN 1990, 1994: 1030 ff. und KRENN & al. 2001.



Abb. 6: *Charybdis maritima* **agg. Insel Korfu, Foto R. ZARRE**

Bemerkungen: *C. undulata* ist neu zur Gattung *Charybdis* gekommen (SPETA 2001: 167).

Über sie hat JURY (1995) eine kurze Abhandlung verfasst, in der er auf die Abbildung t. 88 näher eingeht, die der Erstbeschreibung (DESFONTAINES 1798: 300) beigegeben ist. Er meint, der Blütenstand wäre von einer *Scilla autumnalis* (= *Prospero* sp.). Da irrt er, weil die abgebildeten gespornten Brakteen bei *Prospero* gänzlich fehlen, für *Charybdis* aber typisch sind. Dass der Blütenstand nicht sehr naturgetreu ausgefallen ist, steht auf einem anderen Blatt. MAIRE (1958: 157) und PIGNATTI (1982; 3: 367) hat das nicht gestört, sie haben die Abbildung ohne Herkunftsangabe übernommen. Wer sich informieren will, wie *C. undulata* tatsächlich aussieht, möge bei FEINBRUN-DOTHAN 1986: 68 oder bei JURY (1995) nachschlagen.

Drimia JACQ., Collect. Suppl.: 38 (1797)

Typus generis: *Drimia elata* JACQ.

JACQUIN, der Schöpfer der Gattung *Drimia*, konnte einige Arten vermittels prächtiger Kupferstiche den Botanikern nahebringen: *D. elata* (Abb. 7), *D. pusilla* (Abb. 8), *D. media* (Abb. 9), *D. ciliaris* (Abb. 10) und *D. purpurascens* (Abb. 11).

Beschreibung: Zwiebelkuchen basal etwas vorragend mit dicken, verzweigten Wurzeln. Zwiebelblätter imbricat, aus Niederblättern und Laubblattbasen, ca. 3 Jahre speichernd. 1 tereter Schaft. Brakteen und Vorblätter gespornt. Pedizellen kurz, abstehend. Perigon zu ca. 1/3 zu einer Perigonfilamentröhre verwachsen, freie Abschnitte zurückgeschlagen. Filamente schlank, parallel zum Stempel. Griffel deutlich länger als der Fruchtknoten, von einem dreilappigen Griffelkanal durchzogen. Am Übergang zum Fruchtknoten 3 getrennte Griffelkanäle. Fruchtknoten mit 3 Septalnektarien, die am Gipfel in ableitende Nektarröhrchen münden, Nektaraustrittsstellen relativ hoch gelegen. Pro Fach ca. 7-15 Samenanlagen in 2 Reihen. Die sterile Basis des Fruchtknoten zentral verwachsen oder frei. Kapsel ellipsoidisch. Samen abgeflacht, ± geflügelt. Testa lose, glänzend schwarz. Chromosomenzahl: 2n = 18.

Inhaltsstoffe: Nach VAN WYK & al. (2000: 112) werden in Südafrika *D. robusta* und *D. elata* als Expectorans und Emeticum benutzt. KRENN & al. (1991: 1 p.) haben aus Zwiebeln von *D. robusta* 7 Bufadienolide extrahiert: 12β-Hydroxa-scillirosidin, 12β-Hydroxy-scillirosid, Scillirosid, Hellebrigenin-3-O-β-D-glucosid, 16β-Hydroxy-hellebrigenin-3-O-β-D-glucosid und 5β, 16β-Dihydroxy-bufalin-3-O-β-D-glucosid. Etwa 90% der Gesamtbufadienolidmenge entfielen auf 12β-Hydroxy-scillirosidin und 12β-Hydroxy-scillirosid.

Duthiea SPETA, Stapfia 75: 170 (2001)

Typus generis: *Duthiea senegalensis* (KUNTH) SPETA

Die bei SPETA (1998a: 82) als *Thuranthos indicum* abgebildeten Details sind nach neuestem Wissensstand *Duthiea senegalensis*.

Beschreibung: Zwiebelkuchen basal plan, etwas vorragend, mit dicken, verzweigten Wurzeln. Zwiebelblätter imbricat, rosa, weiß. Laubblätter proteranth, mit Ruheperiode vor der Blütezeit. 1 tereter Schaft mit lockerer Traube. Brakteen gespornt, Vorblätter vorhanden. Pedizellen 3-5 cm lang, ± abstehend. Besonders auffällig ist die Blüte und ihr Verhalten während der Anthese. Bei *D. senegalense* z. B sind um 14:00 Uhr (14. 6. 97) die Pedizellen etwas aufwärtsabstehend, die Knospen stehen fast senkrecht zur Achse, um 15:30 Uhr beginnen die Perigonblätter an der Spitze auseinanderzugehen, der Pedicellus ist bogig abwärts gerichtet, um 16:00 Uhr beginnen sich die Perigonblätter auseinander zu bewegen, der Pedicellus knickt im vorderen Viertel senkrecht abwärts. Um 17:30 Uhr sind die Blüten fast sternförmig offen, der Griffel wächst über die Staubblätter hinaus, um 20:30 Uhr sind die Perigonblätter ca. auf der Höhe eines Drittels ihrer Gesamtlänge total zurückgeschlagen, um 6:00 morgens sind die Pedizellen fast senkrecht abstehend, nur vorne abwärts gebogen, das Perigon ist auf halbem Wege, sich wieder zu schließen. Die Blüten verströmen nachts einen intensiven Geruch, der für manche nicht unangenehm ist, für andere schon. Auffallend ist das Austreten von Nektartröpfchen in den basalen Winkeln der Perigonblättchen. Die Fruchtstiele sind später ± gerade aufwärts gerichtet. Fruchtknoten geringfügig unterständig. Drei Septalnektarien und ableitende, eingesenkte Nektarröhrchen vorhanden. An der Griffelbasis 3 getrennte Griffelkanäle, weiter oben ein



Abb. 7:
Drimia elata.
Tafel 373 aus JACQUIN, Icones Pl. Rar. II. (1794).

Abb. 8:
Drimia pusilla.
Tafel 374 aus JACQUIN, Icones Pl. Rar. II. (1794).





Abb. 9:
Drimia media.
Tafel 375 aus JACQUIN, Icones Pl. Rar. II. (1795).



Abb. 10:
Drimia ciliaris.
Tafel 377 aus JACQUIN, Icones Pl. Rar. II. (1795).

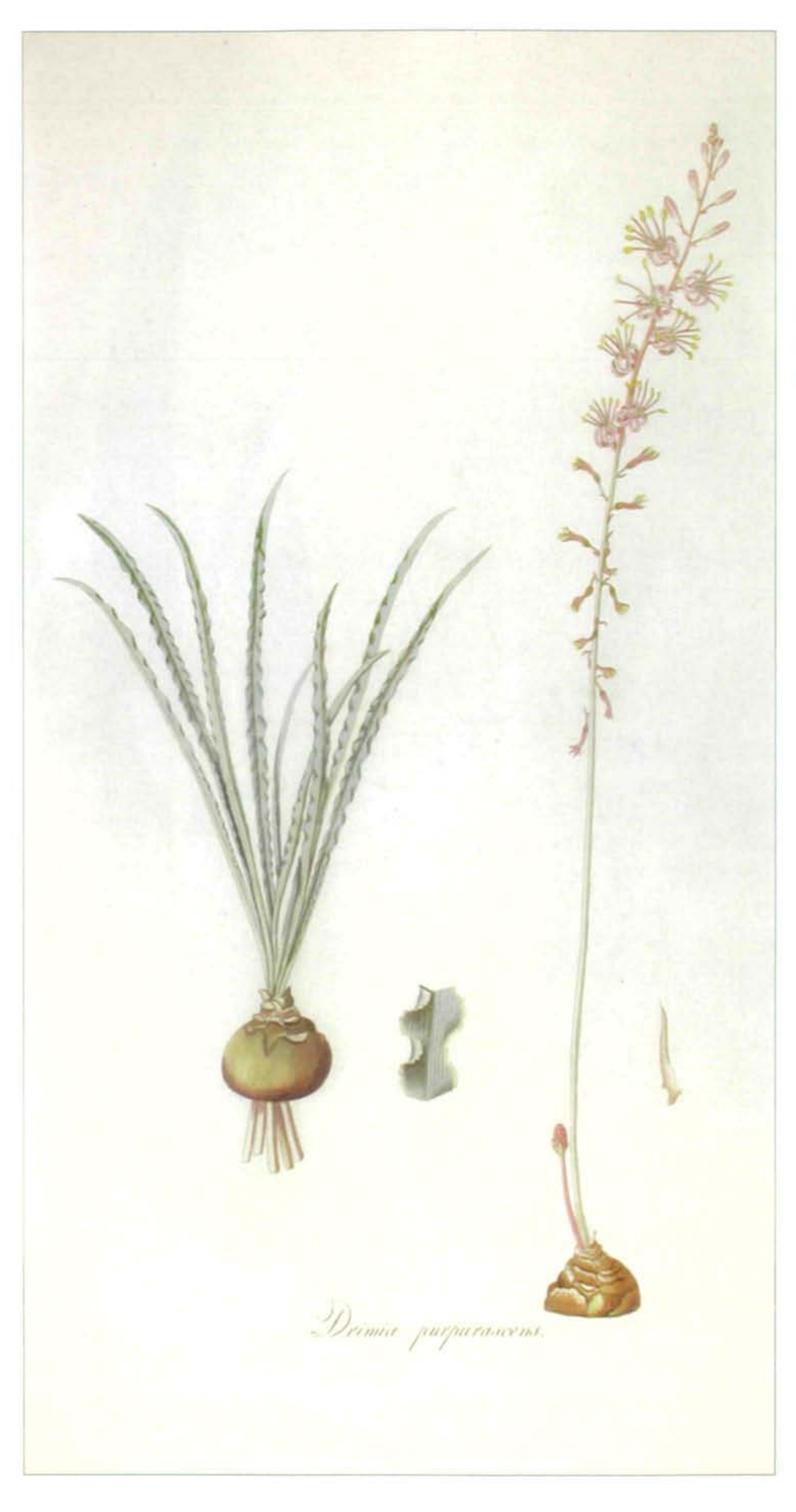


Abb. 11:
Drimia purpurascens.
Tafel 30 aus JACQUIN f., Ecl. Pl. I. (1816).

dreilappiger Kanal. Griffel unterhalb der Narbe auffallend verdickt. Kapseln relativ groß, dreilappig. Samen abgeflacht, schwarz, glänzend. Chromosomenzahl: 2n = 20.

Inhaltsstoffe: Unbekannt.

Ebertia SPETA, Phyton (Horn) 38: 65 (1998)

Typus generis: *Ebertia nana* (OYEWOLE) SPETA

Abbildungen zu dieser Gattung befinden sich bei SPETA (1998a: 66) und OYEWOLE (1989: 623).

Beschreibung: Zwiebelkuchen wenig basal vorragend mit relativ dicken, verzweigten Wurzeln. Zwiebelblätter imbricat, ca. 3 Jahre speichernd, Laubblätter sehr schmal, proteranth. Ein sehr kurzer Schaft mit wenigblütiger Traube. Brakteen kaum gespornt, Pedizellen gerade, aufwärts abstehend, Perigon basal etwas verwachsen, glockenförmig. Nachtblütig. Filamente schlank. Fruchtknoten geringfügig unterständig, ca. 12 Samenanlagen je Fach, Septalnektarium vorhanden. Griffel apikal geringfügig verbreitert. Fruchtstiele seitwärts abwärts gekrümmt. Kapseln kugelig bis ovoid. Samen abgeflacht, geflügelt, braunschwarz. Chromosomenzahl: 2n = 20.

Inhaltsstoffe: Unbekannt.

Bemerkungen: Zuerst nur aus dem westlichen tropischen Afrika bekannt (SPETA 1998: 65), wurde sie nun auch im Sudan entdeckt (FRIIS & VOLLESEN 1999). Da die Autoren offensichtlich OYEWOLES Publikation nicht kannten, haben sie mit *Drimia sudanica* einen überflüssigen neuen Namen für die von OYEWOLE (1989: 623) *Urginea nana* genannte Art geschaffen.

Fusifilum RAF., Fl. Tellur. 2/1: 27, 1836 (1837)

Typus generis: *Fusifilum physodes* (JACQ.) SPETA

Sowohl RAFINESQUE (1837/I: 27) als auch SALISBURY (1866: 37) berufen sich bei der Beschreibung ihrer neuen Gattungen auf die Abbildungen bei JACQUIN: *Anthericum physodes* (Abb. 12) und *A. pusillum* (Abb. 13).

Beschreibung: Zwiebel eiförmig bis ± kugelig. Laubblätter sehr verschiedengestaltig. Blütenstand eine Doppeltraube, doldenförmig, dh. eine dichte ± schopfige Traube. Die Brakteen kurz, gespornt. Blüten nur am späteren Nachmittag und am Abend geöffnet. Perigon sternförmig, an der Basis wenig verwachsen, innen weiß, außen mit braunem Mittelstreif.

Filamente in der Mitte meist bauchig verdickt und an der Basis dicht behaart oder mit Papillen. Fruchtknoten weiß, länglich. Griffel 1-2,5 mm lang. Samen lang gestreckt, abgeflacht, geflügelt, mit loser, glatter schwarzer Testa, selten klein und kantig. Keimblatt epigäisch, bei wenigen Arten zusätzlich 1 Laubblatt im ersten Jahr. Chromosomenzahlen 2n = 20, 22, 24, 26, 28, 30, 40, 50, 60.

Inhaltsstoffe: In *Urginea depressa* BAKER, nach TANG (1998: 108) ein Synonym zu *Physodia capitata* (HOOK. f.) U. M.-D., J. TANG & D. M.-D. = *Fusifilum capitatum* (HOOK. f.) SPETA, haben REES & al. (1959: 1052) Hellebrigenin-β-D-glucosid-<1,5> und Hellebrigenol-β-D-glucosid-<1,5> nachgewiesen. In den Dissertationen von REES (1959) und BERNASCONI (1957) dürften weitere Bufadienolide erwähnt sein, was aber nicht überprüft werden konnte.

Geschollia SPETA, Stapfia 75: 169 (2001)

Typus generis: *Geschollia anomala* (BAKER) SPETA

BAKER (1870: t. 178) hat der Erstbeschreibung seines *Ornithogalum anomalum* eine Abbildung beigegeben (Abb. 14).

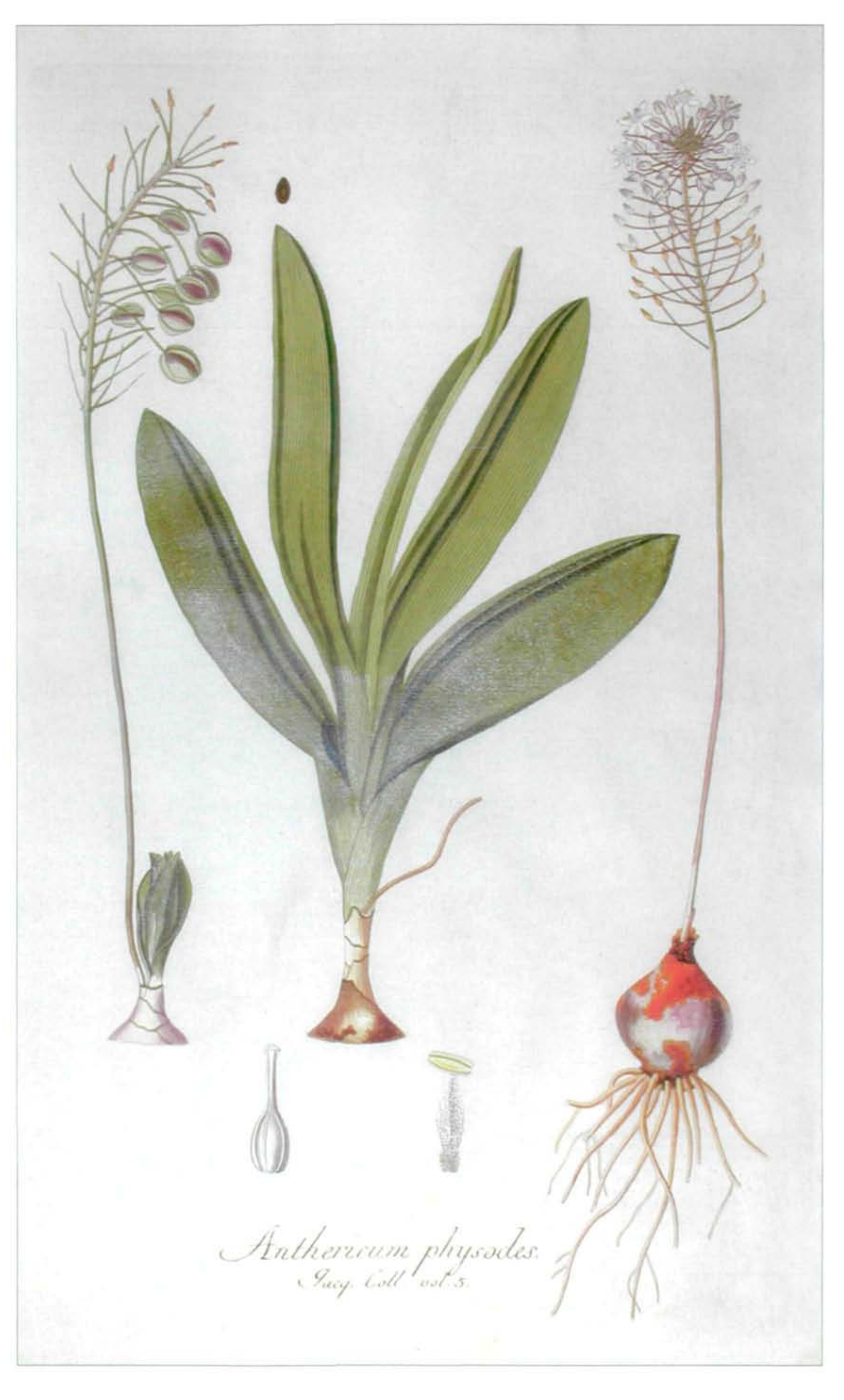


Abb. 12:
Fusifilum physodes.
Als *Anthericum physodes,* Tafel 418 aus
JACQUIN, Icones Pl. Rar. II. (1795).

Abb. 13: *Fusifilum pusillum*. Als *Anthericum pusillum*, Tafel 417 aus JACQUIN, Icones Pl. Rar. II. (1793).



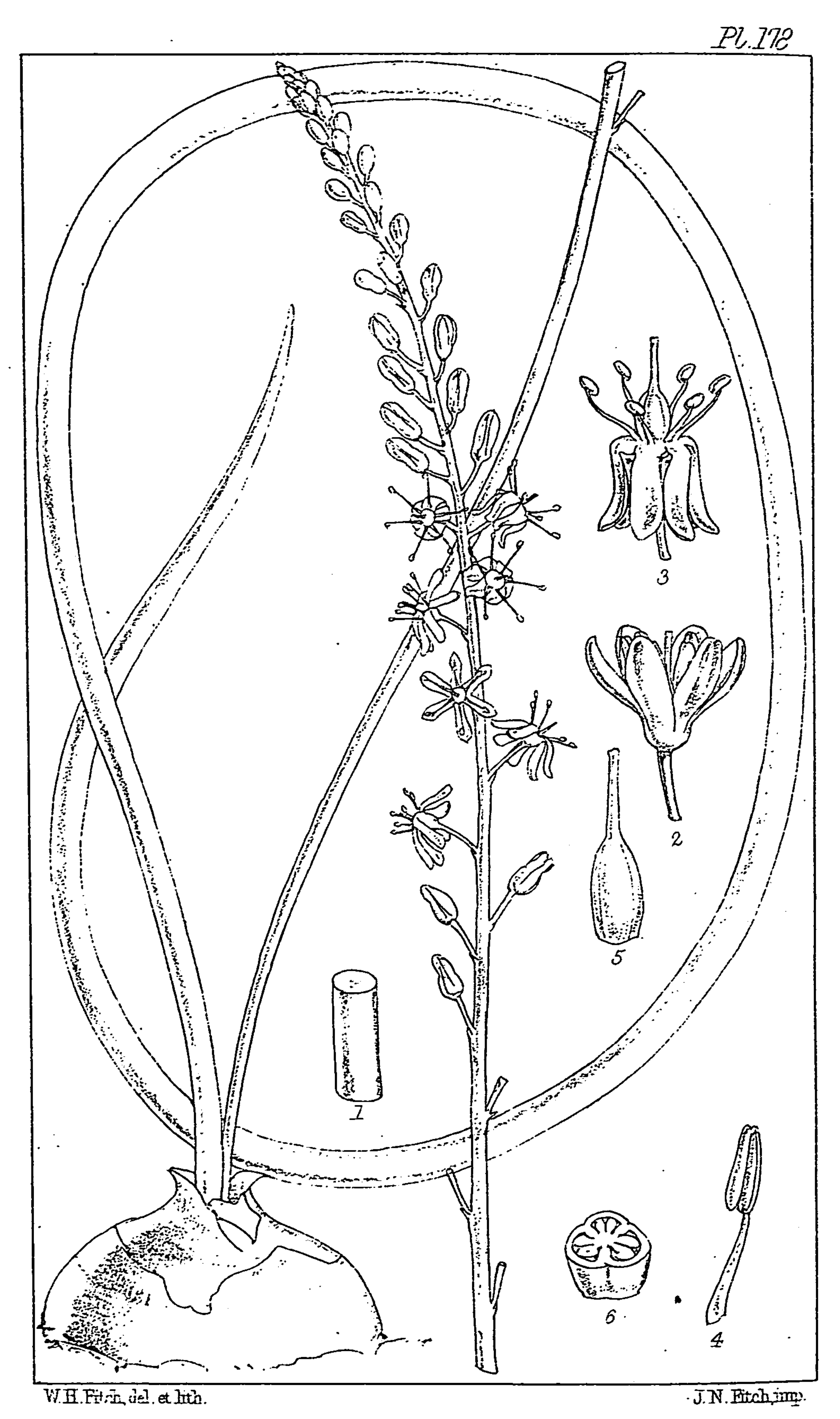


Abb. 14:
Geschollia anomala.
Als *Ornithogalum anomalum,* Tafel 178 aus Saunders, Refugium Botanicum, Band III. (1870).

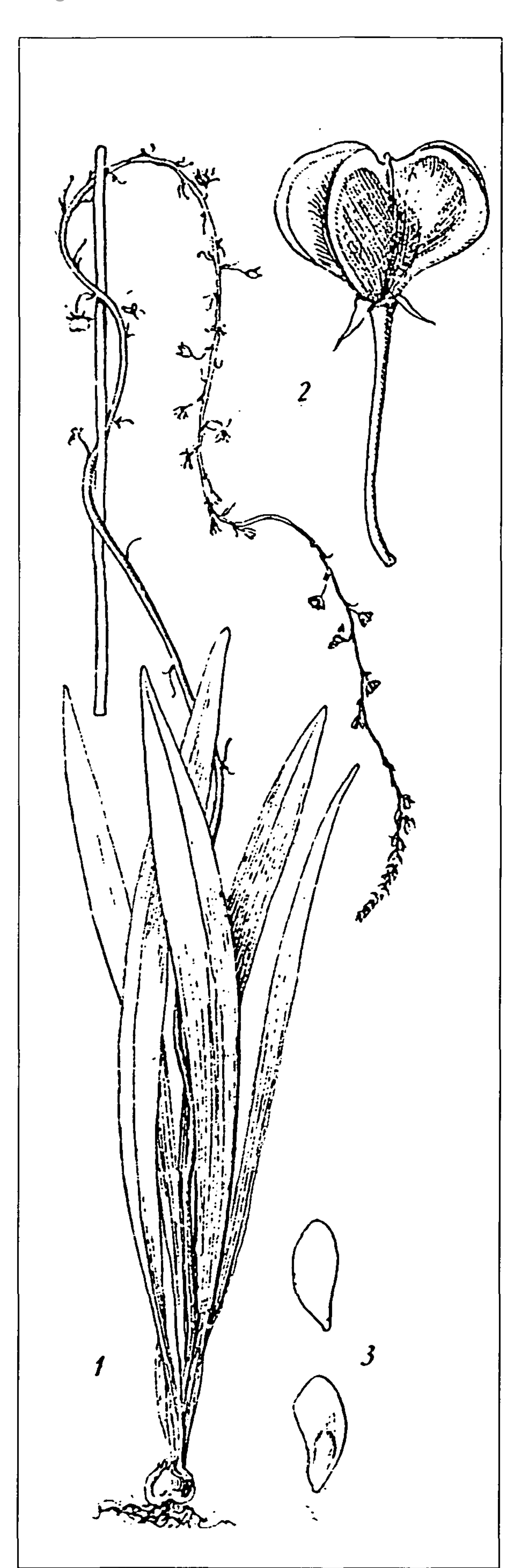


Abb. 15: ***Igidia volubilis.*** **Als *Urginea volubilis*, Fig. XVII. aus PERRIER DE LA BÂTHIE, Flore de Madagascar (1938).**

Beschreibung: Zwiebeln (2,5) 3,5-8 cm im Durchmesser, kugelig, 1 (selten 2) teretes Laubblatt, synanth. 1 tereter Schaft, 28-50-60 cm lang mit 14-80 Blüten. Brakteen kurz, ca. 1mm lang, nur unterste gespornt. Blütenstiele kurz, (2-) 3-5 (-8) mm lang, unbestäubte Blüten brechen unterhalb der Blüte ab. Filamente fädig, abstehend. Perigonblättchen 4-5 mm lang, weiß, blass rosa, beige, gelb, grünlich nur 1 mm verwachsen mit dunklerem Mittelstreif, Fruchtknoten ellipsoidisch, langgestreckt. Griffel 1,5-2 mm lang. Samen kantig, 1,5-2mm lang. Keimblatt dicklich, epigäisch, im ersten Jahr noch 1 Laubblatt.

Inhaltsstoffe: Unbekannt.

Igidia SPETA, Phyton (Horn) 38: 70 (1998)

Typus generis: *Igidia volubilis* (H. PERRIER) SPETA

Um sich ein Bild dieser madegassischen Gattung machen zu können, wird die von PERRIER DE LA BÂTHIE in der Flora Madagascars dargebotene Abbildung wiedergegeben (Abb. 15).

Beschreibung: Zwiebel zusammengedrückt kugelig, 1 tereter Schaft, 25-30 cm, der eine 25-30-blütige Traube trägt, deren Rhachis sich windet. Brakteen lanzettlich-linear, 8-30 x 1-3 mm, gleich lang oder länger als die Pedizellen, Perigonblättchen fast frei, abstehend, 10 x 3,5 mm, obskur 3-5 nervig. Filamente 6-7 mm lang, unterhalb der Mitte sehr verbreitert (1,5 mm). Fruchtknoten 3-lappig, pro Fach circa 20 Samenanlagen. Griffel kurz, 2 mm. Kapsel obtus obovoid-trilobat, Samen abgeflacht, geflügelt, 11 x 6 mm. Chromosomenzahl: 2n = 14.

Inhaltsstoffe: Unbekannt.

Indurgia SPETA, Stapfia 75: 169 (2001)

Typus generis: *Indurgia indica* (ROXB.) SPETA

Zur Illustration dieser Verwandtschaft soll die Abbildung auf Tafel t. 2063 in WIGHT (1853) dienen (Abb. 16).

Beschreibung: Zwiebeln ± kugelig, 2,5-10 cm lang, Stamm basal etwas vorragend mit dicken verzweigten Wurzeln. Laubblätter proteranth. Schaft bis 1 m lang mit lockerer Traube aus 4-30 Blüten. Perigonblättchen 5-14 mm lang. Filamente schmal. Fruchtknoten eiförmig langgestreckt. Griffel apikal verbreitert. Kapsel 1-2 cm lang, 0,5-1 cm im Durchmesser. Samen abgeflacht, dunkelbraun. Chromosomenzahl X = 10.

Inhaltsstoffe: KRENN (1994: 1035) gibt für *Urginea indica* s. l. zwischen 0,1% und 1,5% herzwirksame Glykoside an. Die Hauptkomponenten des Komplexes sind Proscillaridin A und Scillaren A. Neben diesen beiden Substanzen wurden 16 weitere Bufadienolide isoliert und identifiziert: Scillarenin, Scillarenin-bis-α-L-rhamnosid, Scilliphäosid, die Genine Scillicyanogenin, Scillicyanosidin und Scilliglaucosidin und die β-D-Glucoside dieser Verbindungen sowie 2α, 16α-Dihydroxyscillarenin, 16α-Hydroxyscillarenin-3-O-α-L-rahmnosid, Scilliglaucosidin-3-O-α-L-rhamnosid, die 19-Norderivate 3β, 14β-Dihydroxy-16β-O-acetyl-4-oxo-19-nor-bufa-5(10), 20, 22-trienolid, 3β, 14β-Dihydroxy-4-oxo-19-nor-bufa-5(10), 20, 22-trienolid-3-O-α-L-rhamnosid sowie 3β, 10β, 14β-Trihydroxy-19-nor-bufa-4,20,22-trienolid-3-O-αa-L-rhamnosid und erstmals ein Bufadienolid mit Carboxylfunktion an C-10: 10-Carboxy-5β, 14β-dihydroxybufa-3,20,22-trienolid-5-0-β D-glucosid.

An Sterolen wurden Campesterol, Sitosterol und Stigmasterol nachgewiesen.

Die Droge enthält über 50% Schleimstoffe. Nach Hydrolyse konnten als monomere Bausteine Glucose, Mannose und Xylose nachgewiesen werden. Daneben sind noch circa 14% nicht schleimbildende Kohlehydrate vorhanden.

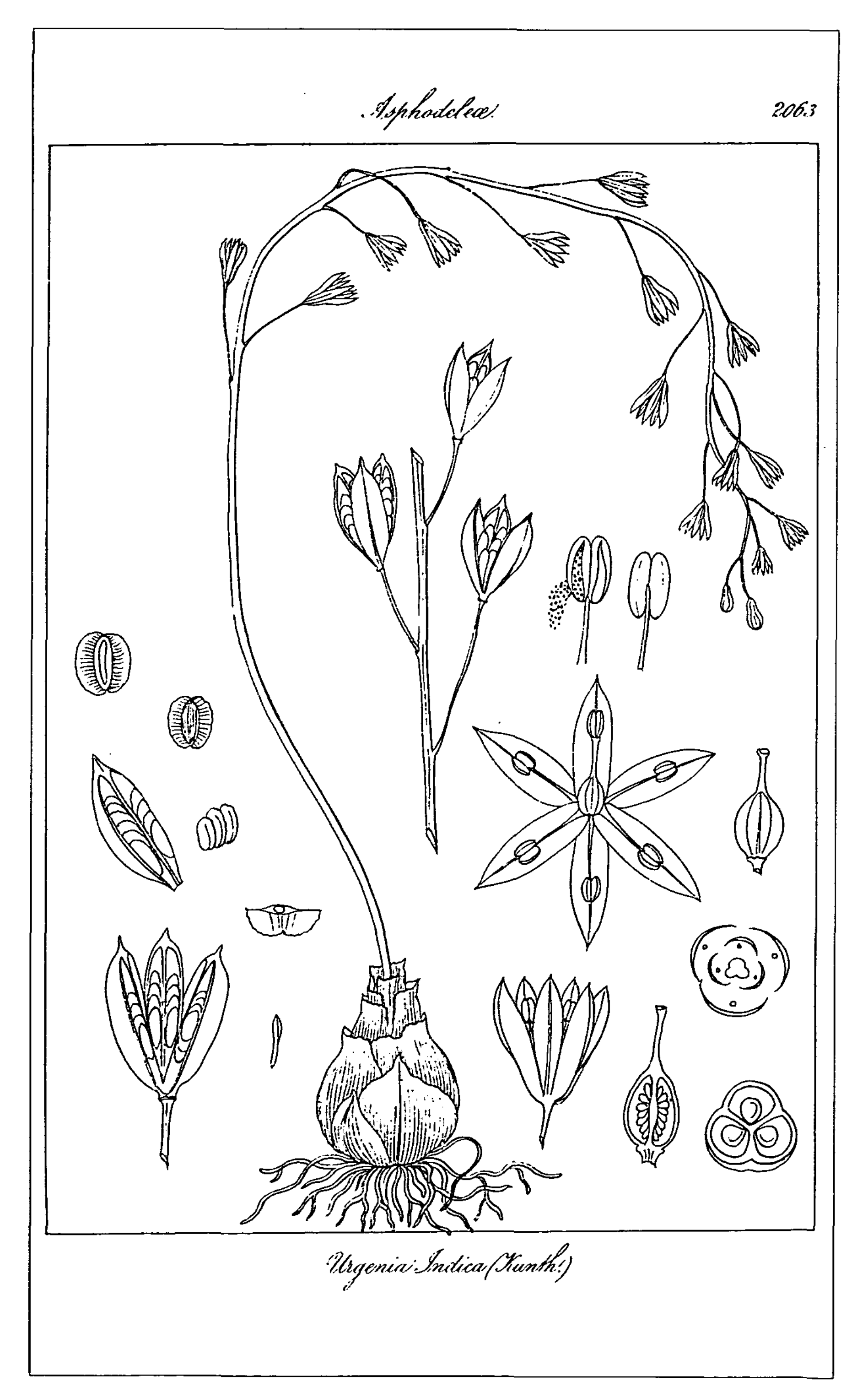


Abb. 16:
Indurgia indica.
Als *Urginea indica*, Tafel 2063 aus WIGHT, Icones Plantarum Indiae Orientalis VI. (1853).

Karoophila MÜLLER-DOBLIES ined.

Ein von MÜLLER-DOBLIES provisorisch verwendeter Gattungsname, der noch nicht veröffentlicht wurde.



Abb. 17: ***Ledurgia guineensis.*** **Foto einer kultivierten Pflanze, Botanischer Garten, Wien. Foto: M. PFOSSER.**

Ledurgia SPETA, Stapfia 75: 168 (2001)

Typus generis: *Ledurgia*

Ein Foto der neuen Gattung aus der Kultur im Botanischen Garten der Universität in Wien (Abb. 17).

Beschreibung: Zwiebel eiförmig, kompakt 2,5 cm lang, aus imbrikaten Zwiebelblättern aufgebaut. Stamm basal vorragend, ihm entspringen dicke, verzweigte Wurzeln. 1 kurzer Schaft, der eine Traube mit ca. 6 Blüten trägt. Brakteen gespornt, Pedizellen 3,5 mm lang, aufrecht abstehend. Perigonblättchen 7,5 mm lang, basal 2,5 mm untereinander und mit den Filamenten verwachsen, nur apikal etwas zurückgebogen, grün mit braunem Mittelstreif. Filamente schmal, flach, freier Teil 3 mm lang, weiß mit grünlichen Theken, die hellgelben Pollen enthalten. Fruchtknoten eiförmig, etwas dorsiventral, mit braunem Fleck über dem Dorsalmedianus am Apex, 3,3 mm lang, 2 mm im Durchmesser. Griffel weiß, 2,2 mm lang, basal am dicksten, gegen die Spitze zu allmählich schmäler werdend. Narbe aus drei kleinen Narbenästen. Pro Fruchtknotenfach 14 Samenanlagen. Chromosomenzahl 2n = 20.

Inhaltsstoffe: Unbekannt.

Litanthus HARVEY, London J. Bot. 3: 314, t. IX (1844)

Typus generis: *Litanthus pusillus* HARVEY

Die der Erstbeschreibung von *Lithanthus* beigegebene Abbildung wurde bei SPETA (1998a: 72) wiedergegeben. Hier wird Aufnahmen von Pflanzen in Kultur der Vorzug gegeben (Abb. 18a-c)

Beschreibung: Zwiebel klein, kugelig, imbrikate Zwiebelblätter. 1 dünner, tereter Schaft, 1 (-2)-blütig. Brakteen gespornt, Vorblätter. Pedizellen nickend, fruchtend aufrecht. Perigonblättchen zur Hälfte zu einer Röhre verwachsen, freie Abschnitte

sehr kurz, weiß, Nachtblüher. Filamente sehr kurz, dem Schlunde der Blütenhülle angeheftet, Antheren 1 mm, eiförmig, öffnen sich längs. Fruchtknoten eiförmig, mit vielen Samenanlagen je Fach. Griffel fadenförmig, mit sehr kurzer, kopfiger, 3-lappiger Narbe. Kapsel subglobos, membranös. Samen klein, schwarz, kantig. Keimblatt kurz, hypogäisch, ihm folgt im selben Jahr ein Laubblatt.

Inhaltsstoffe: Unbekannt.

Rhadamanthopsis (Oberm.) Speta, Phyton (Horn) 38: 74 (1998)

Typus generis: *Rhadamanthopsis namibensis* (Oberm.) Speta

Wir verweisen auf die Abbildung bei Obermeyer (1980: 137).

Beschreibung: Zwiebeln groß, kompakt, mit dicken, verzweigten Wurzeln. 1 dicker, tereter Schaft mit lockerer Traube. Brakteen schmal, gespornt. Pedizellen kurz, etwas nickend, zur Fruchtzeit aufwärts gekrümmt. Perigonblättchen basal kurz verwachsen, glockenförmig angeordnet, blass altrosa, ca. 9 mm lang. Filamente kurz (1,5 mm), gekrümmt aufrecht. Antheren dorsifix, öffnen sich durch einen Schlitz über die ganze Länge. Fruchtknoten eiförmig mit ca. 8 Samenanlagen je Fach, Griffel kurz. Kapsel ellipsoidisch, 5-7 mm lang. Samen abgeflacht, schmal obovoid, 4-5 mm lang, glänzend schwarz. Chromosomenzahlen: 2n = 16, 18.

Inhaltsstoffe: Unbekannt.

Rhadamanthus Salisb., Gen. Pl.: 37 (1866)

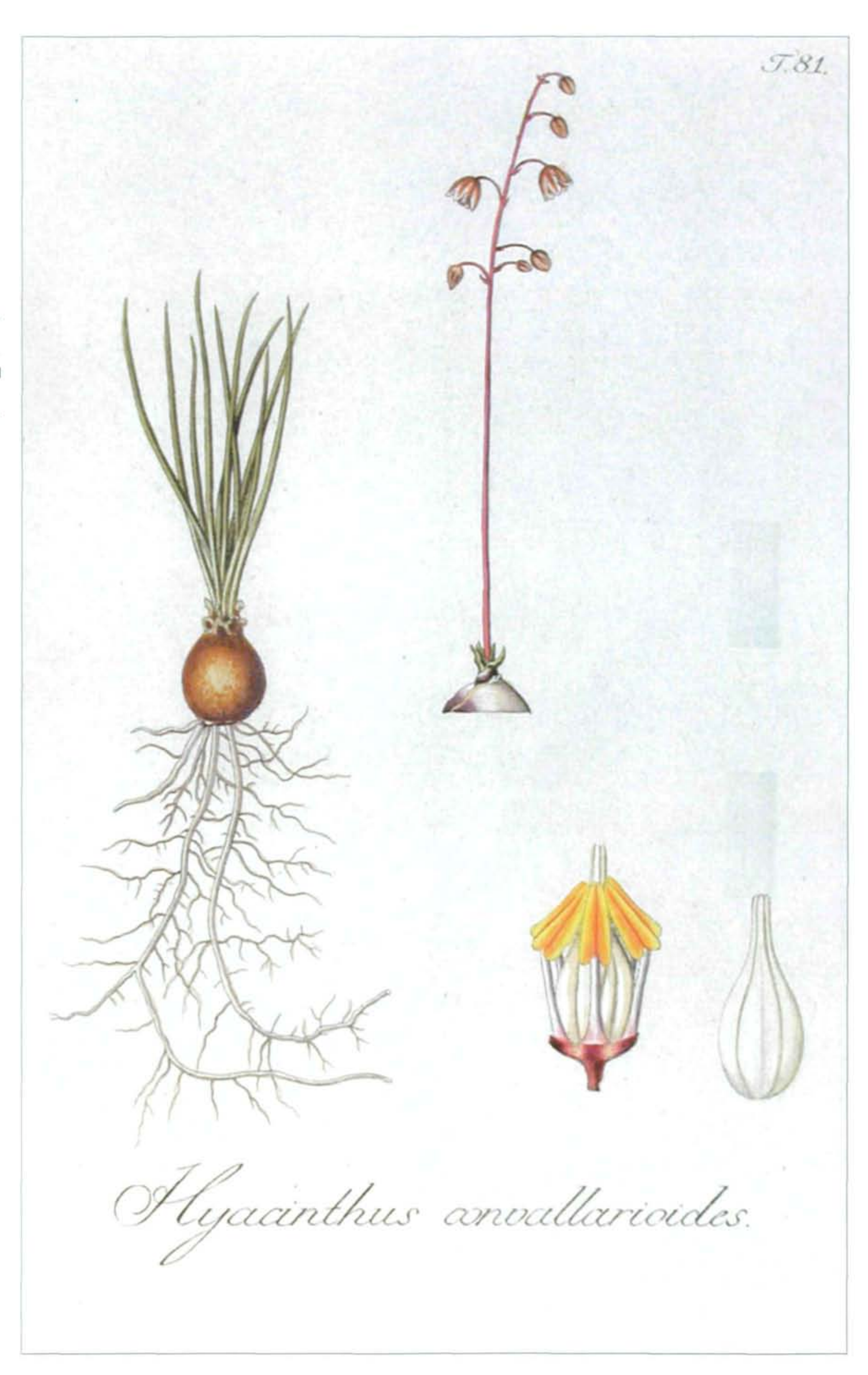
Typus generis: *R. convallarioides* (L. f.) Baker

Die Typusart von *Rhadamanthus* wurde von Jacquin (1797: t. 81) unter dem Namen *Hyacinthus convallarioides* in einem Kupferstich dargestellt (Abb. 19). Aus Madagaskar können wir zwei weitere Arten vorstellen: *Rh. mascarenensis* (Abb. 20a, b) und den epiphytischen *Rh. urgineoides* (Abb. 20c, d, e).



Abb. 18:
Litanthus pusillus.
a) Habitus, b) Blüten, c) eine Blüte mit zur Hälfte entferntem Perigon. Fotos: W. Wetschnig.

Abb. 19:
Rhadamanthus convallarioides.
Als *Hyacinthus convallarioides*, Tafel 81 aus JACQUIN, Hortus Schoenbrunnensis I. (1797).



Beschreibung: Zwiebelblätter imbrikat, manchmal nur locker beisammenliegend. Blätter proteranth, teils synanth. 1 tereter, schlanker Schaft pro Jahr. Infloreszenz eine lockere bis etwas dichtere, wenig- bis vielblütige Traube. Brakteen kürzer als die Pedizellen, gespornt, Vorblätter vorhanden. Pedizellen aufrecht abstehend, gerade oder an der Spitze ± gebogen (aufwärts in Knospe und Frucht, abwärts während der Anthese). Perigon glockenförmig bis subglobos, an der Basis oder bis über die Mitte hin verwachsen. Filamente fadenförmig, verschieden weit mit dem Perigon verwachsen. Staubblätter neigen zum Stempel, Filamente basi- oder medifix, Antheren flammen-











Abb. 20:
Rhadamanthus.
a, b) *R. mascarenensis* gemeinsam mit *Angraecum sp.* aus Ankazomivady (Madagascar); c, d, e) *R. urgineoides,* eine epiphytische Art aus Didy (Madagascar).
Fotos: M. PFOSSER.

förmig, gelb oder grün, Theken öffnen sich apikal mit einer Pore oder bis etwa zur Mitte mit einem Schlitz. Fruchtknoten kugelig bis eiförmig, sitzend, ca. 5-20 Samenanlagen in Haufen je Fach. Griffel kurz und dick, mit 3 getrennten Griffelkanälen. Fruchtknoten mit Septalnektarien mit ableitenden Nektarröhrchen. Kapsel eiförmig bis subglobos, etwas dreilappig. Samen abgeflacht, glänzend schwarz bis schwärzlich braun, Testa dünn und brüchig. Keimblatt relativ kurz, dicklich, aber epigäisch. Chromosomenzahlen: 2n = 18, 20.

Inhaltsstoffe: Unbekannt.

Bemerkungen: GOLDBLATT & MANNING (2000: 710) können durchaus Recht haben, wenn sie vermuten, *Rhadamanthus* sei eine heterogene Gattung. Bis jetzt existiert aber nur die Revision von NORDENSTAM (1970), die zumindest eine brauchbare Grundlage für weitere Untersuchungen böte. Die ausschließlich madegassische Gattung *Rhodocodon* BAKER wurde von SPETA (1998a: 76) zurecht *Rhadamanthus* eingegliedert.

Schizobasis BAKER, J. Bot. 11: 105 (1873)

Typus generis: *Schizobasis macowani* BAKER [= *S. intricata* (BAKER) BAKER]

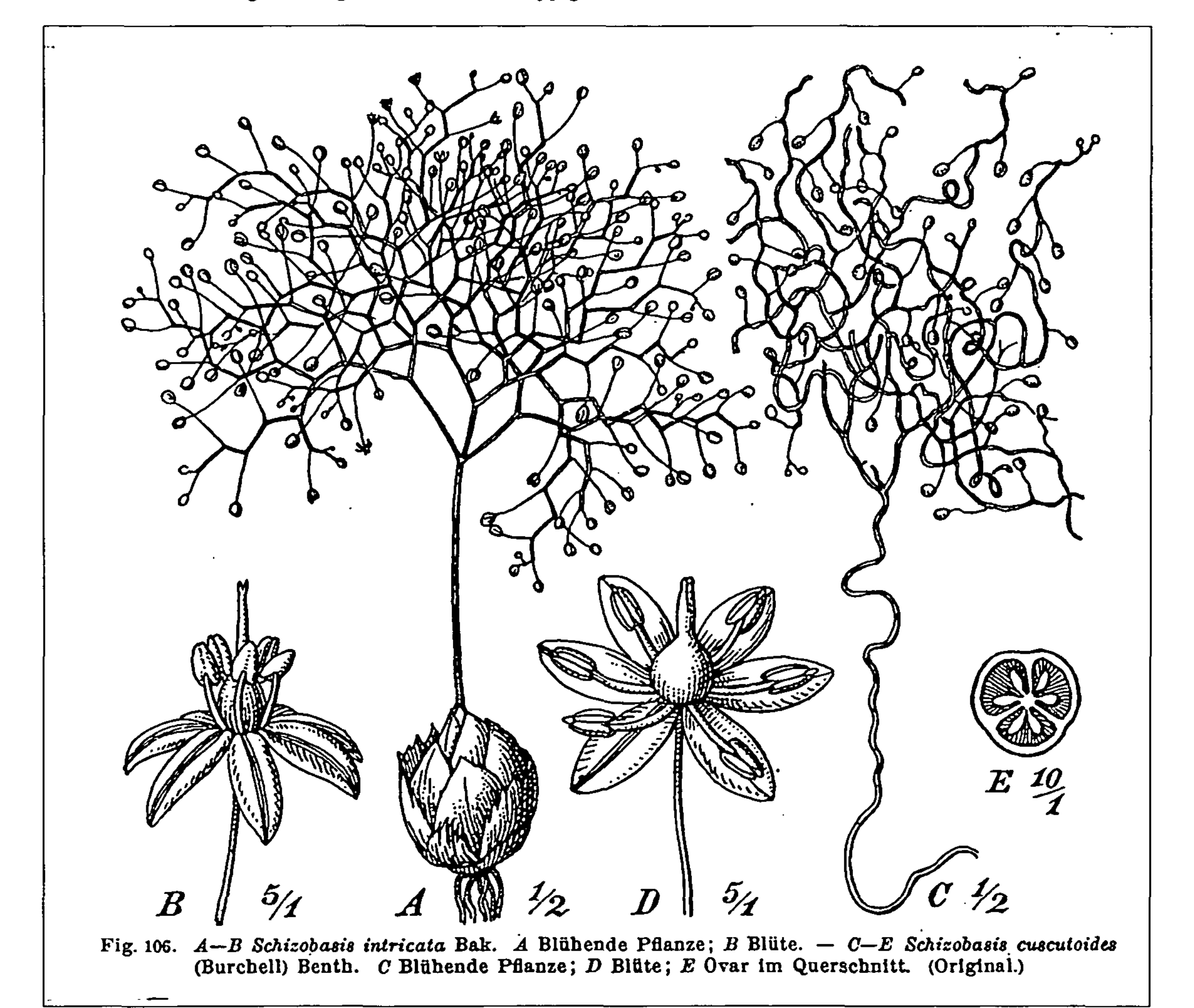


Fig. 106. *A—B Schizobasis intricata* Bak. *A* Blühende Pflanze; *B* Blüte. — *C—E Schizobasis cuscutoides* (Burchell) Benth. *C* Blühende Pflanze; *D* Blüte; *E* Ovar im Querschnitt. (Original.)

Abb. 21: ***Schizobasis intricata, S. cuscutoides.*** **Aus ENGLER & PRANTL, Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2. Auflage. (1836).**

Aus der 2. Auflage von ENGLER, "Die natürlichen Pflanzenfamilien" (KRAUSE 1930) zeigen wir zwei *Schizobasis*-Arten (Abb. 21).

Beschreibung: Zwiebeln von imbrikaten Zwiebelblättern gebildet. Adulte Zwiebeln ohne Laubblätter. 1-3 Schäfte, gerade oder windend, stark verzweigt (Mehrfachtrauben). Brakteen kurz gespornt. Perigonblättchen nahezu frei, ± abstehend, 1-nervig, trocken erhalten bleibend. Filamente

fadenförmig oder lanzettlich. Fruchtknoten kugelig, je Fruchtknotenfach 4-8 Samenanlagen, Griffel kurz. Kapsel membranös, subglobos, dreieckig. Samen schwarz, abgeflacht, globos, ovoid oder eckig. Chromosomenzahl 2n = 20.

Inhaltsstoffe: Unbekannt.

Sekanama **SPETA, Stapfia 75: 168 (2001)**

Typus generis: *Sekanama sanguinea* (SCHINZ) SPETA

Als besonders giftig verrufen, gibt es relativ viele Abbildungen von *S. sanguinea*. Hier wird ein Bild von *S. burkei* wiedergegeben, das in "The flowering plants of South Africa" auf t. 138 veröffentlicht worden war (Abb. 22), sowie eine Aufnahme von *S. sanguinea* aus Zimbabwe (Abb. 23).

Beschreibung: Rote Zwiebeln aus imbrikaten Blättern aufgebaut, der Stamm ragt unter den Zwiebelblättern vor. Ihm entspringen dicke, verzweigte Wurzeln. Die proteranthen Blätter sind relativ fest und aufrecht. Pro Jahr wird ein 20–50 cm hoher Blütenstand gebildet, der 50-70 Blüten in einer Traube trägt. Die Bracteen sind 2-3 mm lang und kurz gespornt. Die Blütenstiele sind nur 4-9 mm lang. Perigonblätter sind 8-10 mm lang. Die kurzen Fruchtstiele sind aufrecht. Chromosomenzahl: 2n = 20.

Inhaltsstoffe: *Sekanama sanguinea* ist vielleicht die gefürchtetste Zwiebelpflanze Afrikas. Aus Pflanzen, die in der Umgebung von Inyanga in Zimbabwe gesammelt worden waren haben KRENN & al. (1993) 8 Bufadienolide (Scillirosidin, Desacetylscillirosidin, 12β-Hydroxy-scillirosidin, 12β-Hydroxy-desacetyl-scillirosidin, 12β-Hydro-xy-scillirosid, 5α-4,5-Dihydro-12β-hydroxy-scillirosidin, 12β-Hydroxy-scillirosidin-3-one, 12β-Hydroxy-scillirubrosidin-3-one) isoliert. Zum ersten Mal konnten sie außerdem bei *Urgineoideae* ein Steroid-Sapogenin (7β, 15α-Dihydroxy-yamogenin) nachweisen. Stigmasterol war ebenfalls in der Probe vorhanden. Gewiss sind die Bufadienolide für die außergewöhnliche Giftigkeit der Art verantwortlich.

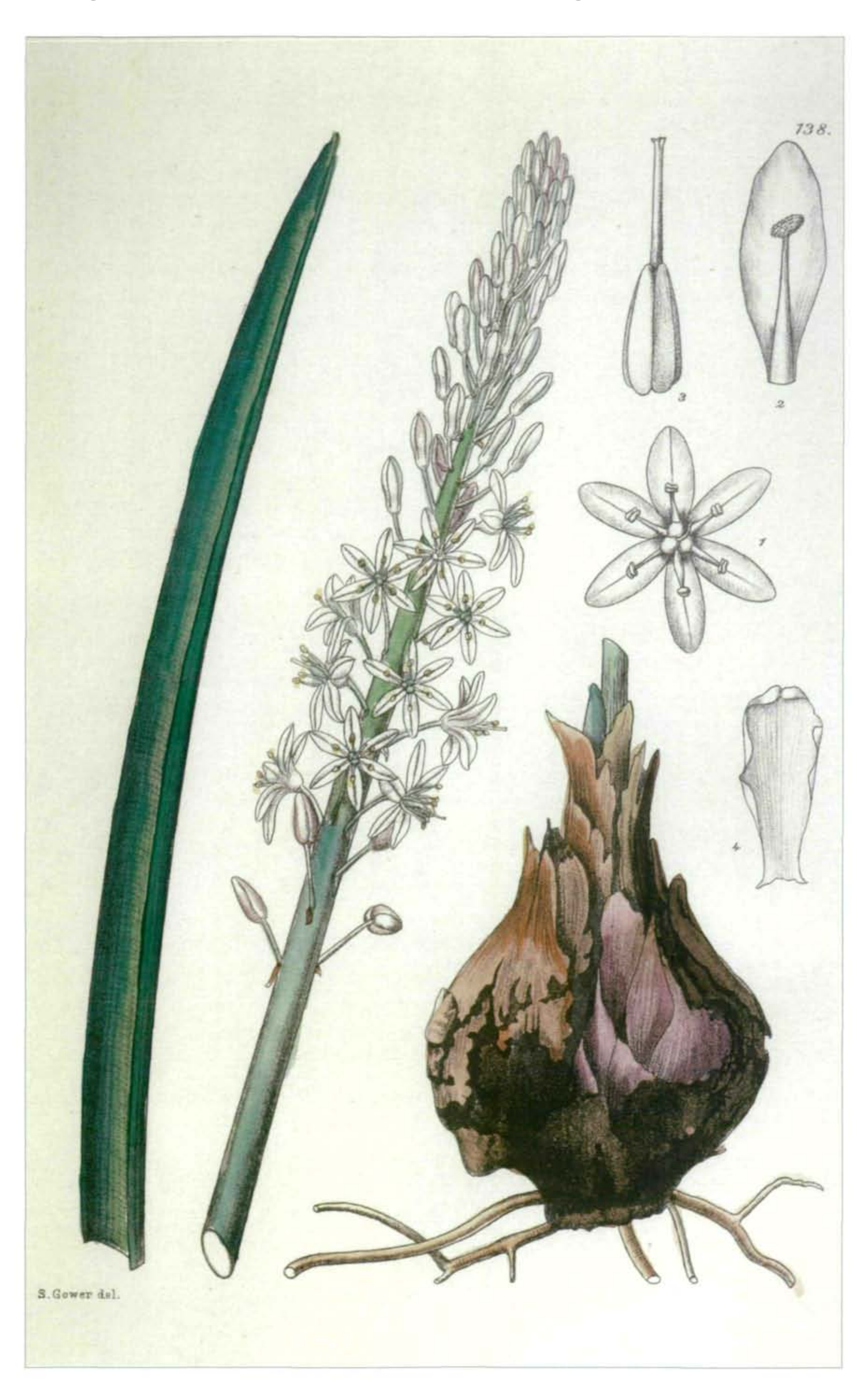
Die Zwiebeln werden als Expectorans, Emeticum, Diureticum und Herztonicum verwendet (van WYK & GERICKE 2000: 136).

JESSOP (1977: 297) nennt *Urginea burkei* BAKER und *U. rautanenii* BAKER Synonyme seiner *Drimia sanguinea* (SCHINZ) JESSOP.

Urginea burkei aus Südafrika (ohne genauere Herkunftsangabe, von POLE-EVANS gesammelt) wurde von ZOLLER & TAMM (1953: 1744 ff) untersucht. Sie isolierten daraus Scillarenin und Scillaren A, das mit "Transvaalin" identisch ist. In einer Zusammenfassung gibt KRENN (1994: 1032) an, dass in den Zwiebeln überwiegend Scillareninglykoside enthalten wären, ca. 60% des Gesamtbufadienolidgehaltes entfallen auf Scillaren A und ca. 30% auf Glucoscillaren A. In kleinen Mengen sind Proscillaridin A, Scillarenin, Scillarenin-3-O-β-D-glucosid, Scillarenin-3-O-α-L-rhamnosido-4'-β-D-glucosido-6"-β-D-glucosid, Scillaridin sowie 12β,14β-Dihydroxy-2α,3β-(tetrahydro-3',5'-dihydroxa-4'-methoxy-6'-methyl-2H-pyran-2',4'-diyldioxy)-bufa-4,20,22-trienolid und 6β,8β,12β,14β-Tetrahydroxy-2a,3β-(tetrahydro-3',5'-dihydroxa-4'-methoxy-6'-methyl-2H-pyran-2',4'-diyldioxy)-bufa-4,20,22-trienolid enthalten. (Wie Karl VALENTIN schon feststellte, ist das alles ganz einfach, aber merken tut man es sich so schwer).

Unschwer ist jedenfalls die große Diskrepanz zu den Inhaltsstoffen von *U. sanguinea* (KRENN & al. 1993) festzustellen. Zweifelsohne wurden zwei verschiedene Arten untersucht. In einem Nachsatz zu *D. sanguinea* schreibt JESSOP (1977: 293): "It appears to be particularly demarcated and constant in its characters. However, in the Transvaal the capsule tends to be smaller

Abb. 22:
Sekanama burkei.
Als *Urginea burkei,*
Tafel 138 aus "The
Flowering Plants of
South Africa" Band
IV. (1924).



(under 15 mm) than in the plants from South West Africa (over 17 mm). This character is not, however, considered to be sufficiently well-defined or sufficiently well correlated with any other characters to be used in separating distinct taxa." Wir nehmen an, dass BAKER (1897: 469) mit größerem Einfühlungsvermögen seine Art von



Abb. 23:
Sekanama sanguinea.
Vegetative Pflanze Ende Jänner bei Victoria Fall, Zimbabwe.
Foto: E. SPETA

U. sanguinea unterscheidbar hielt als JESSOP. Die Inhaltsstoffe sprechen eine klare Sprache, sodass *Sekanama burkei* (BAK.) SPETA = *Urginea burkei* BAKER, wohl als eigenständig zu gelten hat.

VAHRMEIJER (1981: 48) gibt eine Punktkarte von *Urginea sanguinea* (= *U. burkei* BAK.). Nach seinen Angaben besiedelt sie sehr verschiedene Böden. Weiters berichtet er, dass *S. sanguinea* bei Überbeweidung in großen Mengen auftreten kann: Ein Farmer im Distrikt Bloemhof hat bis zu 400.000 Zwiebeln jährlich von seinem Grund entfernt!

Tenicroa RAF., Fl. Tellur. 7: 52, 1836 (1837)

Typus generis: *Tenicroa fragrans* (JACQ.) RAF.

RAFINESQUE (1837: VII: 53) bezieht sich bei der Beschreibung von *Tenicroa* auf die Abbildung bei JACQUIN (1797: t. 86: *Anthericum fragrans*) und auf *Albuca fugax* (KER-GAWLER 1818: t. 311), welche in Abb. 24 und Abb. 25 wiedergegeben werden. SALISBURY (1866: 37) begründete seine Gattung *Sypharissa* auf *Anthericum exuviatum* JACQUIN (1797: t. 415), *Anthericum filifolium* JACQUIN (1794: t. 414), diese beiden werden auf Abb. 26 und 27 nachgedruckt, und gleichfalls *Albuca fugax* KER-GAWL. Fotografien vom Wildstandort in Südafrika ergänzen die alten Darstellungen (Abb. 28a-d).

Beschreibung: Zwiebel aus vaginaten Niederblättern und concrescenten Basen von Laubblättern, 2 Jahre speichernd. Die synanthen Laubblätter werden basal von der Niederblattscheide umhüllt. 1 Schaft, teret, relativ schlank, Traube wenig bis vielblütig. Untere Brakteen bootförmig mit einem langen, spitzen, basalen Sporn. Blüten tagsüber geöffnet. Perigonblättchen sternförmig, weiß, mit rötlichbraunem oder grünem Mittelstreif. Filamente lang, fädig, dem Stempel anliegend, geknickt. Antheren basifix, mit

Abb. 24:
Tenicroa fragrans.
Als *Anthericum fragrans*, Tafel 86, JACQUIN, Hortus Schoenbrunnensis I. (1797).

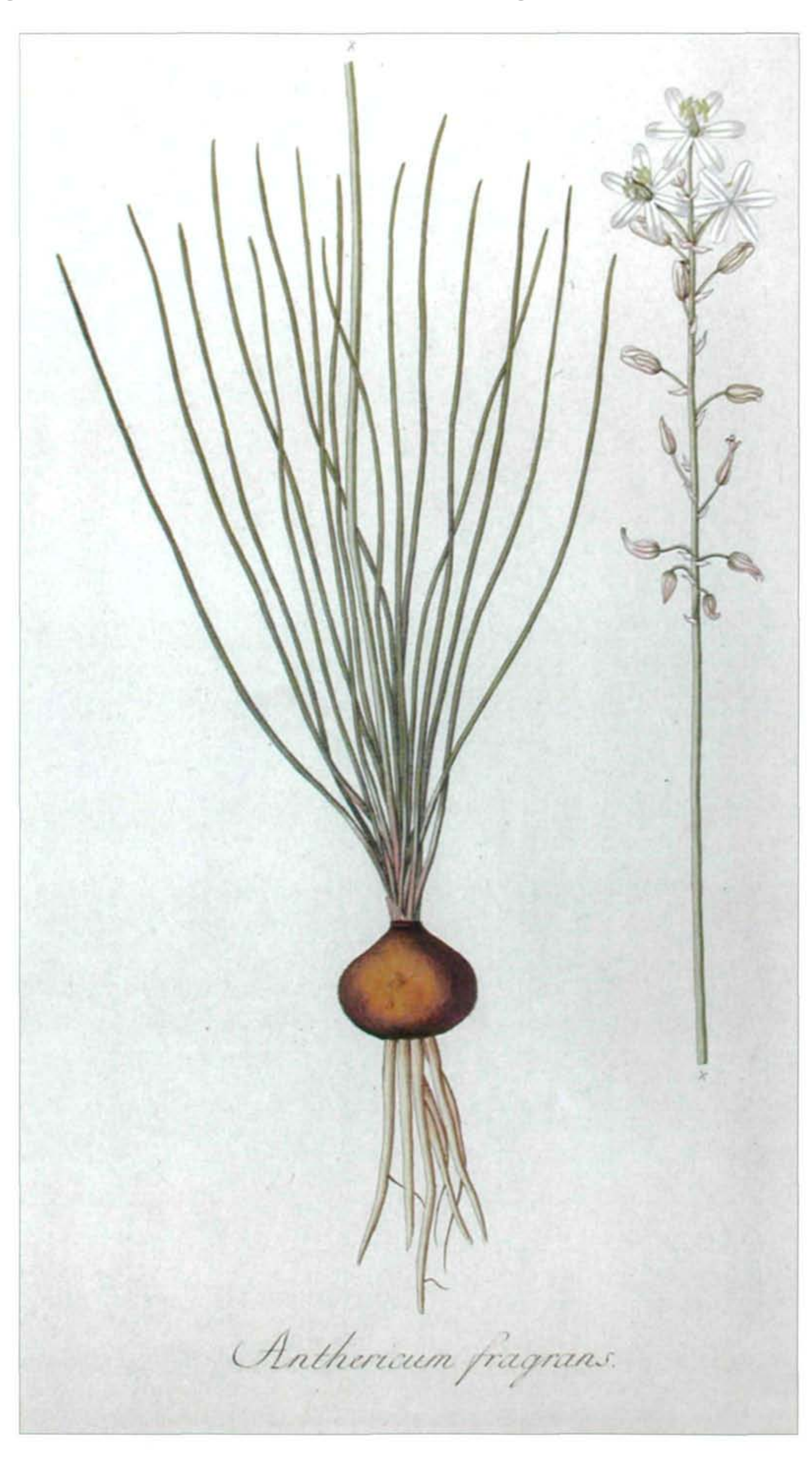




Abb. 25:
Tenicroa fragrans.
Als *Albuca fugax* KER-GAWLER,
Tafel 311, Bot. Reg. IV.
(1818).

Abb. 26:
Tenicroa exuviata.
Als *Anthericum exuviatum*, Tafel 415, JACQUIN, Icones Pl. Rar. II. (1792).



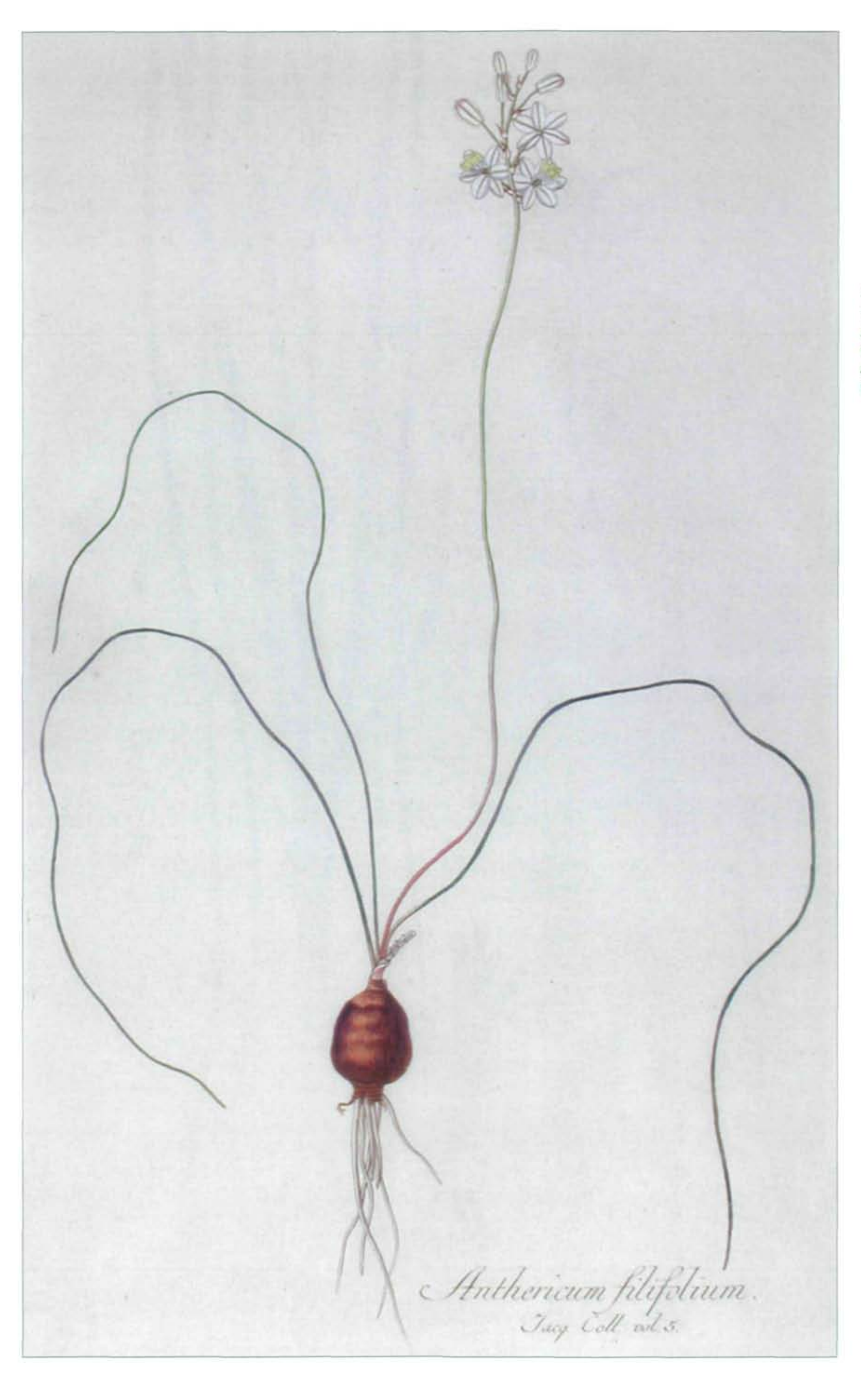
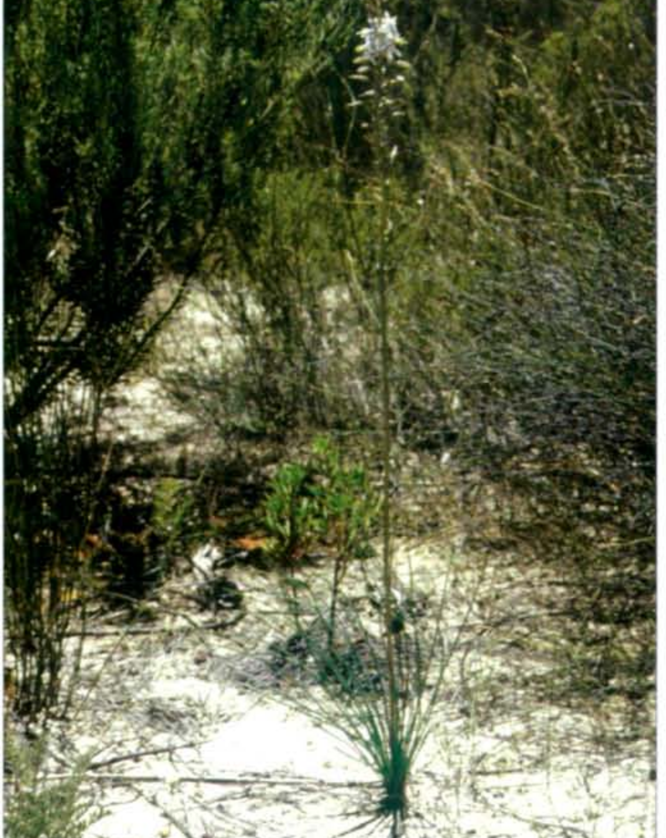


Abb. 27:
Tenicroa filifolia.
Als *Anthericum filifolium*, Tafel 414, JACQUIN, Icones Pl. Rar. II. (1792).

Abb. 28:
Tenicroa a, b) *T. exuviata*, c, d) *T. fragrans* vom Wildstandort, Südafrika.
Foto: W. WETSCHNIG.







longitudinalem Schlitz öffnend. Fruchtknoten langgestreckt, mit vielen Samenanlagen pro Fach. Griffel lang, gebogen. Kapsel papierartig. Samen abgeflacht, oval, glänzend dunkel. Chromosomenzahl: 2n = 20.

Inhaltsstoffe: Unbekannt.

Bemerkungen: *Tenicroa exuviata* und *T. filifolia* sind bis heute bereits acht verschiedenen Gattungen zugeordnet worden (SPETA 1998a: 78)!

Thuranthos C. H. WRIGHT, Kew Bull. 1916: 233 (1916)

Typus generis: *Thuranthos macranthum* (BAKER) C. H. WRIGHT

Die Darstellung dieser Gattung auf Tafel 8680 im Bot. Mag. 142 (1916) wird hier abgedruckt (Abb. 29).

Beschreibung: Zwiebeln 3-10 cm lang, eiförmig bis kugelig, imbrikate Zwiebelblätter locker angeordnet, spatelförmig bis gestielt. 2-4 proteranthe Laubblätter, linealisch, 0,6-1 cm breit. Schaft 30-140 cm lang mit 12- bis 30-blütiger lockerer Traube. Brakteen kurz, 3-7 mm lang, hinfällig. Pedizellen 4-5 cm lang. Perigonblättchen (22) 28-33 mm lang, basal kurz verwachsen, grün gelb bis braun, nachts geöffnet zurückgebogen. Filamente aufrecht, untere Hälfte abgeflacht, bilden einen Ballon mit Zwischenräumen über dem Fruchtknoten, obere Hälfte fadenförmig. Antheren basifix, grün mit weißem Pollen. Fruchtknoten eiförmig bis länglich, 4-5 mm lang, Griffel 14-22 mm lang, apikal verdickt. Kapsel länglich, tief 3-lappig, 3-5 cm lang, auf aufrechten Pedizellen. Samen flach, breit elliptisch, 6-14 mm lang, schwarz. Keimblatt kurz, im ersten Jahr zudem 1 Laubblatt.

Inhaltsstoffe: Unbekannt.

Urginavia SPETA, Phyton (Horn) 38: 86 (1998)

Typus generis: *Urginavia micrantha* (A. RICH.) SPETA

Von JACQUIN (1797: t. 87) wird *Ornithogalum giganteum* und von KER-GAWLER (1808: t. 1074) *Drimia altissima* abgebildet (Abb. 30 und 31). Ein Foto zeigt *U. altissima* mit oberflächlich liegenden Zwiebeln aus Zimbabwe (Abb. 32).

Beschreibung: Zwiebeln groß, Wurzeln dick und verzweigt. 1 dicker, relativ fester, tereter Schaft mit reichblütiger Traube. Brakteen gespornt, Vorblätter vorhanden. Pedizellen gerade, abstehend (auch fruchtend), Blüten sternförmig. Perigonblättchen ca. 6 mm lang, weißlich mit rötlichem, braunem Mittelstreif, kaum verwachsen, bleiben verdorrt erhalten. Unbestäubte Blüten fallen ab. Nachtblüher (immer ?). Fruchtknoten langgestreckt, mit ca. 15 Samenanlagen in zwei Reihen je Fach. Griffel etwas kürzer oder so lang wie der Fruchtknoten. Samen abgeflacht, Testa lose, glänzend schwarz. Chromosomenzahl 2n = 20.

Inhaltsstoffe: Nach KRENN (1994: 1031) wurden aus den Zwiebeln die Bufadienolide Hellebrigenin und Scilliglaucosidin sowie Glykoside dieser Verbindungen isoliert, wobei die Genine und Altosid (= Scilliglaucosidin-3-O-β-D-glukosid) die Hauptkomponenten darstellen. Aus 30 kg Zwiebeln konnten 1,5 g Hellebrigenin, 800 mg Scilliglaucosidin und 500 mg Altosid gewonnen werden. Weitere Bufadienolide lagen in Mengen zwischen 25 und 150 mg vor.

LICHTI & WARTBURG (1960: 1666 f.) haben aus 72 kg kopfgroßen Zwiebeln aus den Ngong-Bergen 60 km südwestlich von Nairobi in Kenya erstmals Altosid dargestellt.

In *Urginea epigea*, die JESSOP (1977: 288) als Synonym zu *Drimia altissima* stellt, die OBERMEYER (1980: 139) aber als *Urginea epigea* anerkennt, konnten nach KRENN (1994: 1033) aus der Zwiebel Altosid, Scillicyanosidin-3-O-β-D-glucosid, Scillarenin-3-O-α-L-rhamnosido-[3'-O-α-L-rhamnosyl]-4'-O-



Abb. 29:
Thuranthos macranthum.
Tafel 8680, CURTIS's Bot. Mag. 142. (1916).

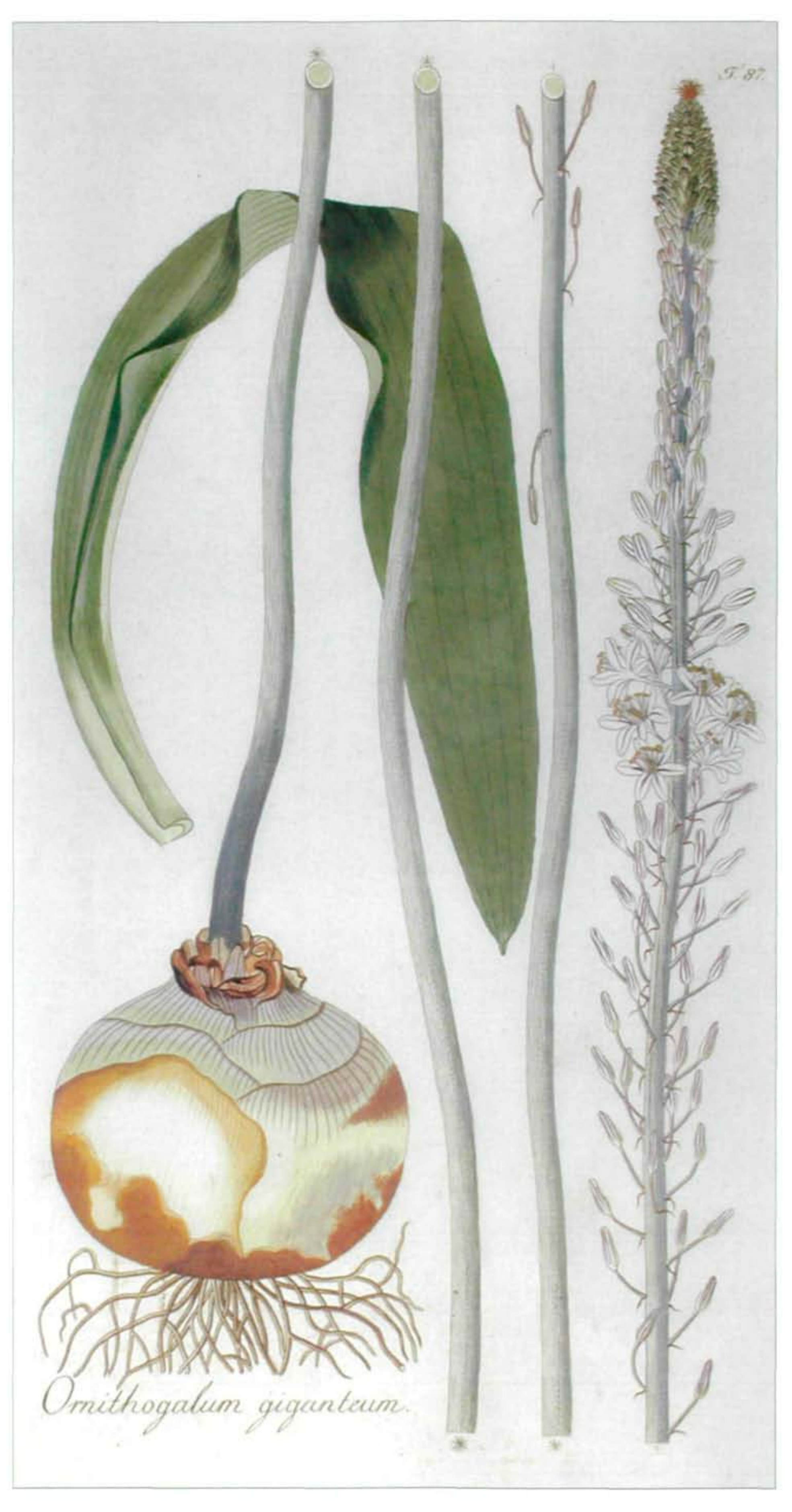


Abb. 30:
Urginavia altissima.
Als *Ornithogalum giganteum*, Tafel 87, JACQUIN, Hortus Schoenbrunnensis I. (1797).

Abb. 31:
Urginavia altissima.
Als *Drimia altissima*, Tafel 1074,
Curtis's Bot. Mag. 27. (1808).

β-D-glucosid und Scilliglaucosidin-3-O-α-L-rhamnosido-[3'-O-α-L-rhamnosyl]-4'-O-β-D-glucosid isoliert werden. Die zwei letzteren stellen die ersten bekanntgewordenen natürlichen Herzglykoside mit verzweigter Zuckerkette dar. Die Hauptkomponenten des Glykosidkomplexes sind Scilliglaucosidin-3-O-α-L-rhamnosido-[3'-O-α-L-rhamnosyl]-4'-O-β-D-glucosid mit einem Anteil von ca. 50% und Altosid mit einem Anteil von ca. 25%.

Es zeigt sich, dass die Hauptkomponenten der beiden Arten teilweise verschieden sind. Jessop (1977: 290) bemerkt zu diesen beiden: "Of the names reduced here to synonymy, two require particular attention.



In 1947 DYER wrote of *Urginea epigea* that it differed from *U. altissima* in having a less dense inflorescence and in its epigeal bulb. He overlooked a possible additional character in that the pedicels are generally longer – over 15 mm – in the material he was describing from the Transvaal (although this character is related to the density he observed). In floral and leaf characters there appears to have been no supplementary justification for the separation of these species ... Geographically, epigeal bulbs are characteristic of the eastern and northern Transvaal, but also occur in populations in South West Africa, Natal and the eastern Cape. Hypogeal bulbs occur virtually throughout the range of the species – that is from the south-western Cape, through the eastern Cape, Natal, most of the Transvaal (including the east and north), South West Africa and the territories to the north.

In the absence of any correlation between bulb form and other morphological characters, or the geographical isolation of the bulb forms, it is not considered justified to separate two taxa on this single character. However, plants grown in cultivation in the nursery of the Botanical Research Institute for up to six years, have retained distinet bulb characters. It is considered improbable that bulbs occur above ground in extensive populations of several hundred or more individuals only as a result of erosion of the soil or other edaphic conditions. Genetic differences are likely to exist."

Es ist immer wieder erstaunlich, wie einfach sich manche über nachgewiesenermaßen vorhandene Unterschiede hinwegsetzen.

VAHRMEIJER (1981: 44) veröffentlichte eine Punktverbreitungskarte der weitgefassten Art *U. altissima* im südlichen Afrika. Der *U. altissima*-Komplex kommt aber bis zum Südrand der Sahara hin vor.

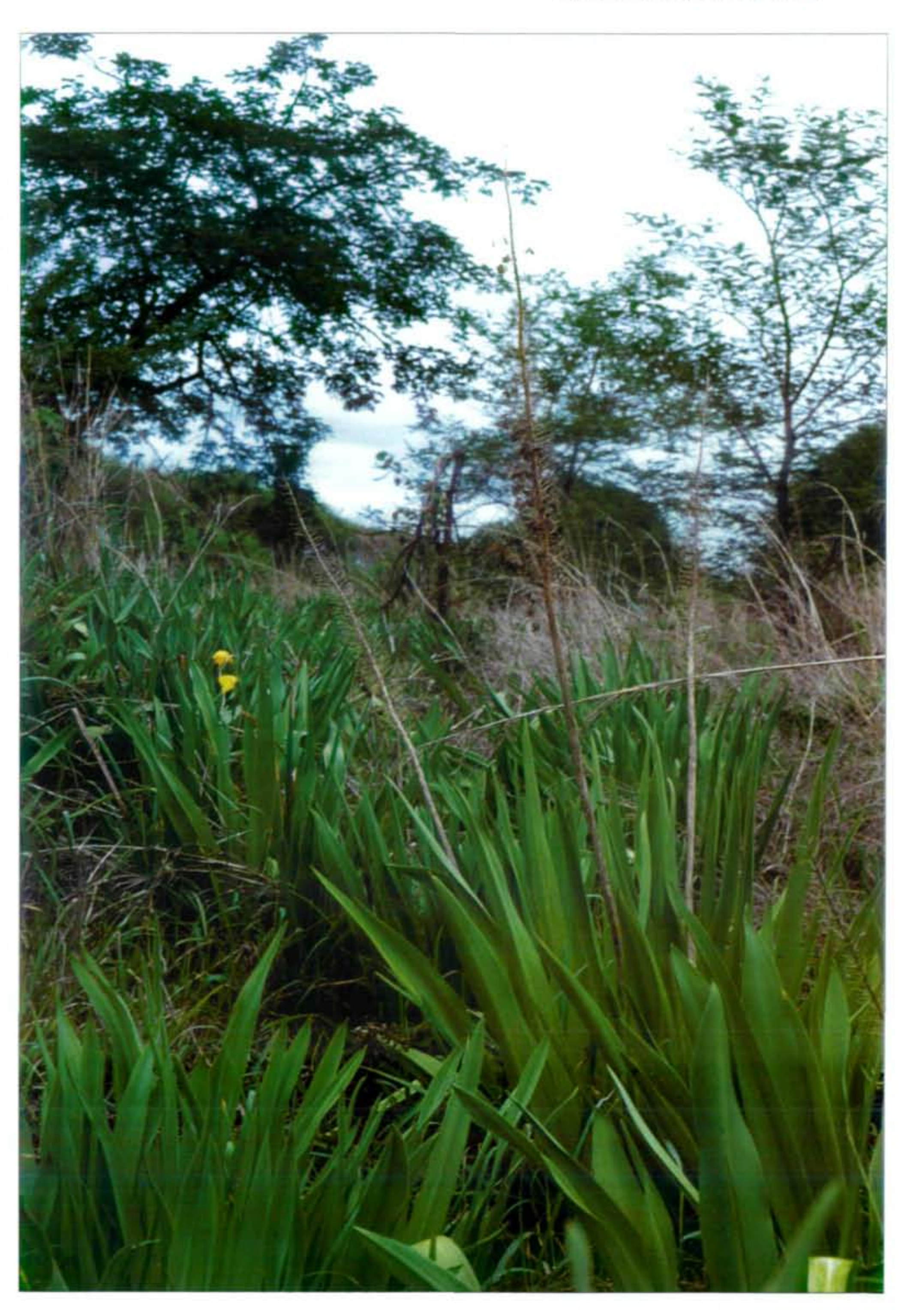


Abb. 32: ***Urginavia altissima.*** ***U. altissima*** **im Victoria Fall National Park, Zimbabwe. Foto: E. SPETA.**

Urginea STEINH., Ann. Sci. Nat. II, Bot. 1: 322 (1834)

Typus generis: *Urginea fugax* (MORIS) STEINH.

Die der Erstbeschreibung beigegebene Abbildung einer blühenden Pflanze ist bei SPETA (1998a: 89) wiedergegeben. Im November sind nur noch schmale Laubblätter zu sehen (Abb. 33a, b).

Beschreibung: Zwiebelkuchen basal ± weit vorragend. Zwiebelblätter imbrikat, etwa 3 Jahre speichernd. Ein tereter Schaft pro Jahr. Brakteen gespornt, Vorblätter vorhanden. Perigonblättchen basal etwas zu einer Perigonfilamentröhre verwachsen. Filamente fädig mit schlanken Antheren. Samen abgeflacht, länglich, Testa lose, glänzend schwarz. Keimblatt epigäisch mit einem Laubblatt im ersten Jahr. Chromosomenzahl: 2n = 20.

Urgineopsis COMPTON, J. Bot. 68: 107 (1930)

Typus generis: *Urgineopsis salteri* COMPTON

Beschreibung: Auf eine Beschreibung muss bis zur Aufklärung der sehr heterogenen *Drimia modesta* sensu JESSOP gewartet werden.

Inhaltsstoffe: Nach KRENN (1994: 1048) wurde aus den Zwiebeln von *Urginea rubella* BAKER das Bufadienolid Rubellin isoliert. Die Art wurde von JESSOP (1977: 302) in die äußerst unglückliche Sammel-Art *Drimia modesta* eingezogen.





Abb. 33:
Urginea fugax.
a) Habitus, b) Vegetative Pflanze, November 2000, Ibiza.
Fotos: M. PFOSSER & F. SPETA.

Molekulare Untersuchung der Gattungen mit Schwerpunkt im Süden Afrikas, in Madagaskar und Indien

In den letzten Jahren wurde bereits mehrfach gezeigt, dass sich die *Hyacinthaceae* aufgrund molekularer, chemotaxonomischer, morphologischer und cytologischer Merkmale in vier Unterfamilien gliedern lassen (PFOSSER & SPETA 1999; SPETA 1998a; b). Die Unterfamilie Urgineoideae umfasst zum heutigen Kenntnisstand mindestens 22 Gattungen, wobei ähnlich wie in den Unterfamilien *Hyacinthoideae* und *Ornithogaloideae* (PFOSSER & SPETA 1999) ein primäres Diversifikationszentrum mit einer großen Zahl von Arten im Süden Afrikas erkennbar ist (Abb. 34). Viele Daten sprechen dafür, dass dieses Gebiet gleichzeitig das Entstehungszentrum für die gesamte Familie *Hyacinthaceae* darstellt. Die Arten mit Verbreitung in Saudi Arabien, Madagaskar und Indien sind phylogenetisch den im Süden Afrikas vorkommenden Arten zuzurechnen (PFOSSER & SPETA 1999). Ein weiteres Verbreitungsgebiet der *Urgineoideae* befindet sich im Mittelmeerraum, der von der rein mediterranen und bereits etwas abgeleiteten Gattung *Charybdis* dominiert ist (Abb. 34). Die Position der monogenerischen rein südamerikanischen Unterfamilie *Oziroeoideae* an der Basis des Stammbaumes, sowie das Verbreitungsmuster der basalen Verwandtschaftsgruppen in Südamerika, Südafrika, Madagaskar und Indien lassen einen sehr frühen Entstehungszeitpunkt für die Familie vermuten. Möglicherweise hat es Vorläufer der Hyacinthaceen bereits im zerfallenden Urkontinent Gondwanaland gegeben. Die paläobiogeographischen Zusammenhänge wurden bereits früher diskutiert (PFOSSER & SPETA 1999) und auch die Einbeziehung weiterer DNA-Sequenzdaten hat weder in der phylogenetischen Position der basalen Gruppen noch in der Aufteilung der *Hyacinthaceae* in die vier Subfamilien *Oziroeoideae*, *Urgineoideae*, *Ornithogaloideae* und *Hyacinthoideae* nennenswerte Änderungen ergeben (Abb. 35). Bis auf die Unterfamilie *Hyacinthoideae* mit einem niedrigeren Bootstrap-Wert (58%) ist die Monophylie der übrigen Unterfamilien mit einem sehr hohen Bootstrap-Wert abgesichert (100%). Als Schwestergruppe zur Unterfamilie *Urgineoideae* fungiert die süd-

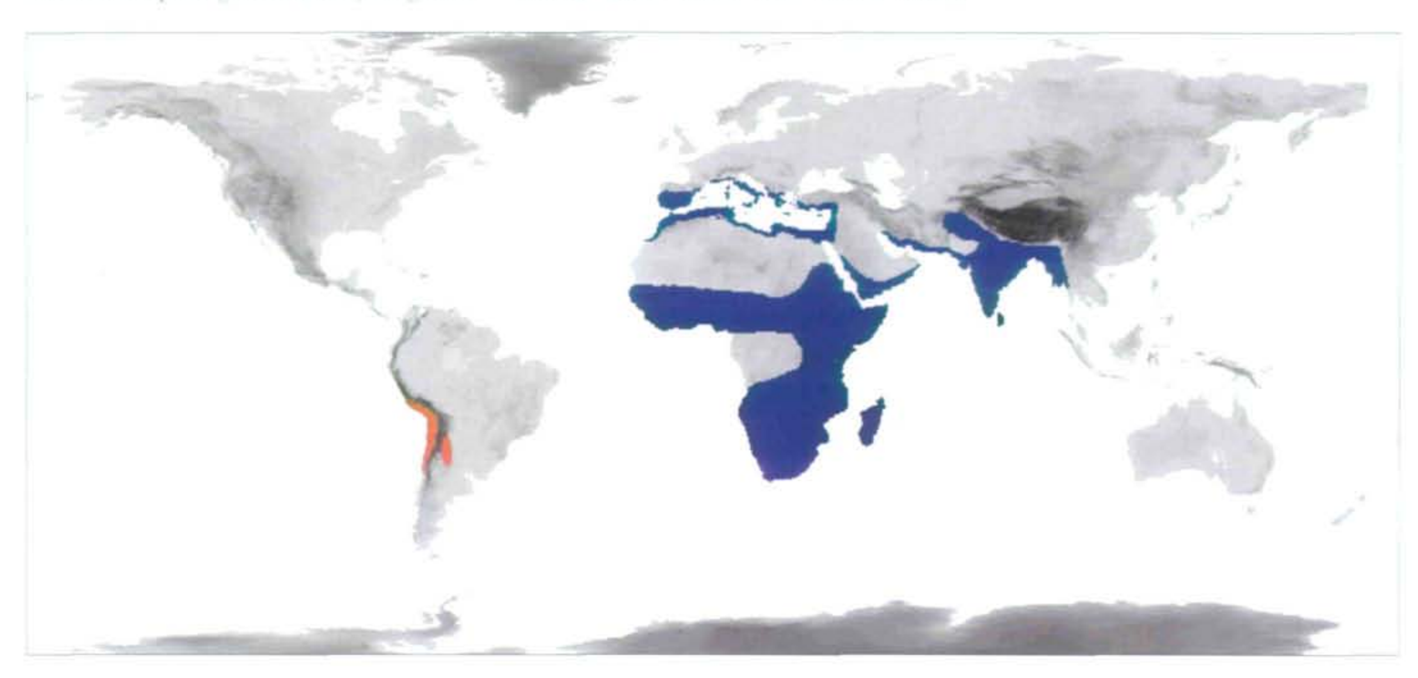


Abb. 34: Verbreitung der Unterfamilie *Urgineoideae*. Die *Urgineoideae* (blau) haben ein primäres Mannigfaltigkeitszentrum im Süden Afrikas, das sich über Madagaskar und Saudi Arabien bis nach Indien erstreckt. Der Mediterranraum ist dominiert von der Gattung *Charybdis*. Das Verbreitungsgebiet der monogenerischen, basalen Unterfamilie *Oziroeoideae* ist auf die Andenregion Chiles und Perus beschränkt (rot).

amerikanische Unterfamilie *Oziroeoideae*. In den folgenden Analysen wurde deshalb jeweils eine Vertreterin der *Oziroeoideae* als Outgroup verwendet.

Leider sind Fossildaten aus der Familie *Hyacinthaceae* äußerst spärlich vorhanden, die wenigen vorhandenen Daten betreffen in erster Linie paläopalynologische Funde,

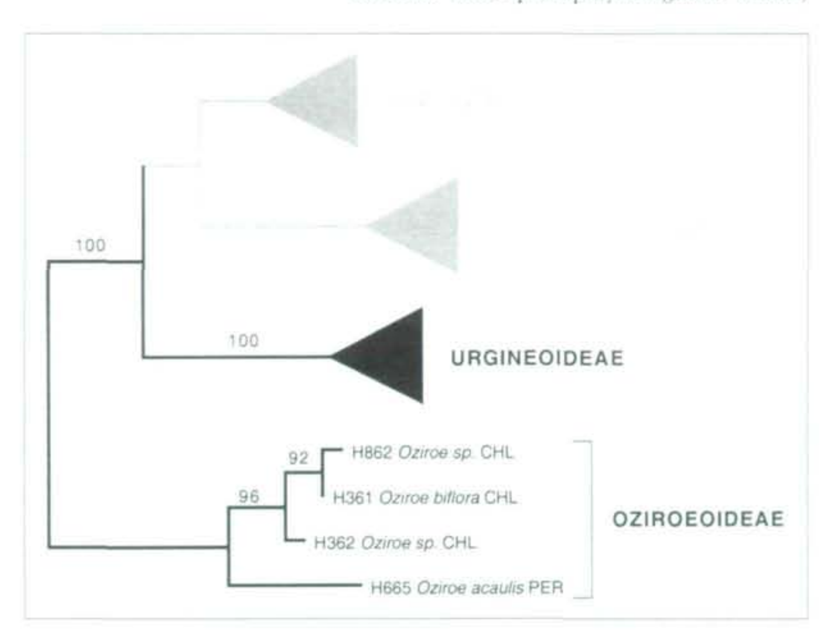


Abb. 35:
Phylogenetische Beziehungen der Unterfamilien *Oziroeoideae, Urgineoideae, Ornithogaloideae* und *Hyacinthoideae*. Die Maximum-Parsimony-Analyse der Sequenzdaten zeigt deutliche Monophylie für die Unterfamilien *Oziroeoideae, Urgineoideae* und *Ornithogaloideae* (100% Bootstrap-Support). Die Monophylie der Unterfamilie *Hyacinthoideae* ist statistisch schwächer abgesichert (58%).

wobei keine Unterscheidung zwischen echten Hyacinthaceen-Pollen und Liliaceen-Pollen sensu lato getroffen wurde (HERENDEEN and CRANE 1995). Aus Fossildaten anderer Verwandtschaftsgruppen kann allerdings indirekt auf die Existenz von Landbrücken zwischen Südamerika, Südafrika, Madagaskar und Indien bis zum Zeitpunkt 100 M.Y.B.C. mit der Möglichkeit von interkontinentaler Migration geschlossen werden (CHARIG 1973; RAVEN & AXELROD 1974).

Molekulare Analyse der trnL-Intron- und trnL/F-IGS-Sequenzen

Das Alignment der kombinierten Sequenzdaten (*trnL*-Intron, *trnL*-3´-Exon und *trnL/F*-IGS) für alle sequenzierten Arten ergab eine Länge der Datenmatrix von 1217 Positionen. Die Auswertung dieser Matrix für 143 Taxa (inklusive der vier Outgroup-Taxa der Gattung *Oziroe*) ergab 149 Parsimony-informative Nukleotid-Positionen. Zusätzlich konnten 16 Regionen mit informativen Insertionen/Deletionen festgestellt werden, die zusätzlich kodiert und in die phylogenetischen Berechnungen miteinbezogen wurden. Weiters wurden mehrere Regionen mit variablen Mono-Nukleotid-Wiederholungen (hauptsächlich poly-A bzw. poly-T repeats) entdeckt, wobei allerdings nur eine Region in der *trnL/F*-IGS-Sequenz phylogenetisch zur Sippenunterteilung der Gattung *Charybdis* ausgewertet wurde (Nukleotidpositionen 823-839). Sämtliche phylogenetisch informative Positionen verteilten sich auf die Intron- und IGS-Bereiche, während die kodierenden Bereiche (Exons) stark konserviert und daher stets frei von Nukleotid-Substitutionen oder Insertionen/Deletionen waren. Da die untersuchte Probenanzahl innerhalb der Gattung *Charybdis* umfangreicher war als bei den restlichen Gattungen, weil hier eine kleinsystematische Gliederung versucht werden sollte, wurde die Gattung *Charybdis* einer selbständigen detaillierten Analyse unterzogen und war deshalb nur mit 8 ausgewählten Taxa in der Analyse der restlichen Gattungen vertreten.

Analyse der infrafamiliären Gliederung

Gattungsanalyse der Urgineoideae

Die phylogenetische Analyse (MP-Kriterium) von 69 Taxa bzw. Herkünften aus 18 Gattungen der *Urgineoideae* ergab mehr als 1000 gleich kurze Bäume. Anhand einer zufälligen Stichprobe von 20 Bäumen zeigte sich aber, dass die verschiedenen Bäume nur minimal in den Positionen eng benachbarter Taxa variierten, wobei die generelle Topologie unverändert blieb. Abb. 36 zeigt einen der MP-Trees, mit einer Länge von

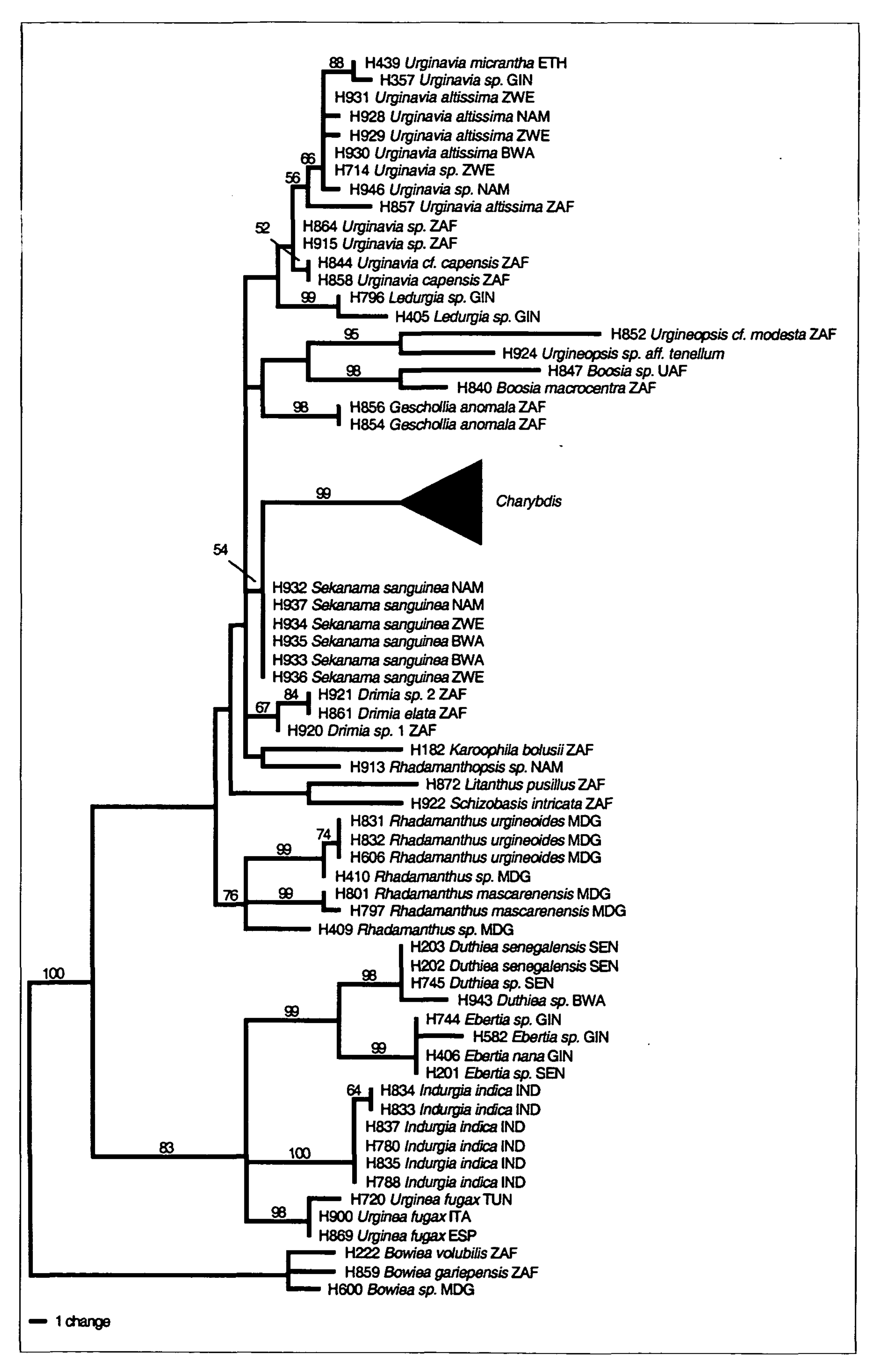


Abb. 36: Maximum-Parsimony-Tree der *Urgineoideae*-Verwandtschaft. Zur Analyse der Gattung *Charybdis* vergleiche Abb. 46 und 50. Die Länge der Äste ist proportional zur Anzahl der Nukleotidsubstitutionen gezeichnet. Bootstrap-Werte > 50% sind oberhalb der Äste angegeben. *Bowiea* ist als Schwestergattung zum Rest der *Urgineoideae* in dieser Analyse als Outgroup definiert.

235 Schritten, einem Konsistenz-Index (CI) von 0.834, einem Retentionsindex (RI) von 0.924, einem skalierten Konsistenz-Index (RC) von 0,771 und einem Homoplasie-Index (HI) von 0.166, wodurch ein relativ starkes phylogenetisches Signal in der Datenmatrix angezeigt wurde. Die morphologisch stark von den übrigen Gattungen abweichende *Bowiea* nimmt eine basale Position innerhalb der *Urgineoideae* ein und ist monophyletisch (100% Bootstrap-Support). Als nächstes folgt ein Clade (83%) der vier monophyletische Gattungen enthält: die mediterrane Gattung *Urginea* mit *U. fugax* als einziger molekular untersuchten Art; die indische

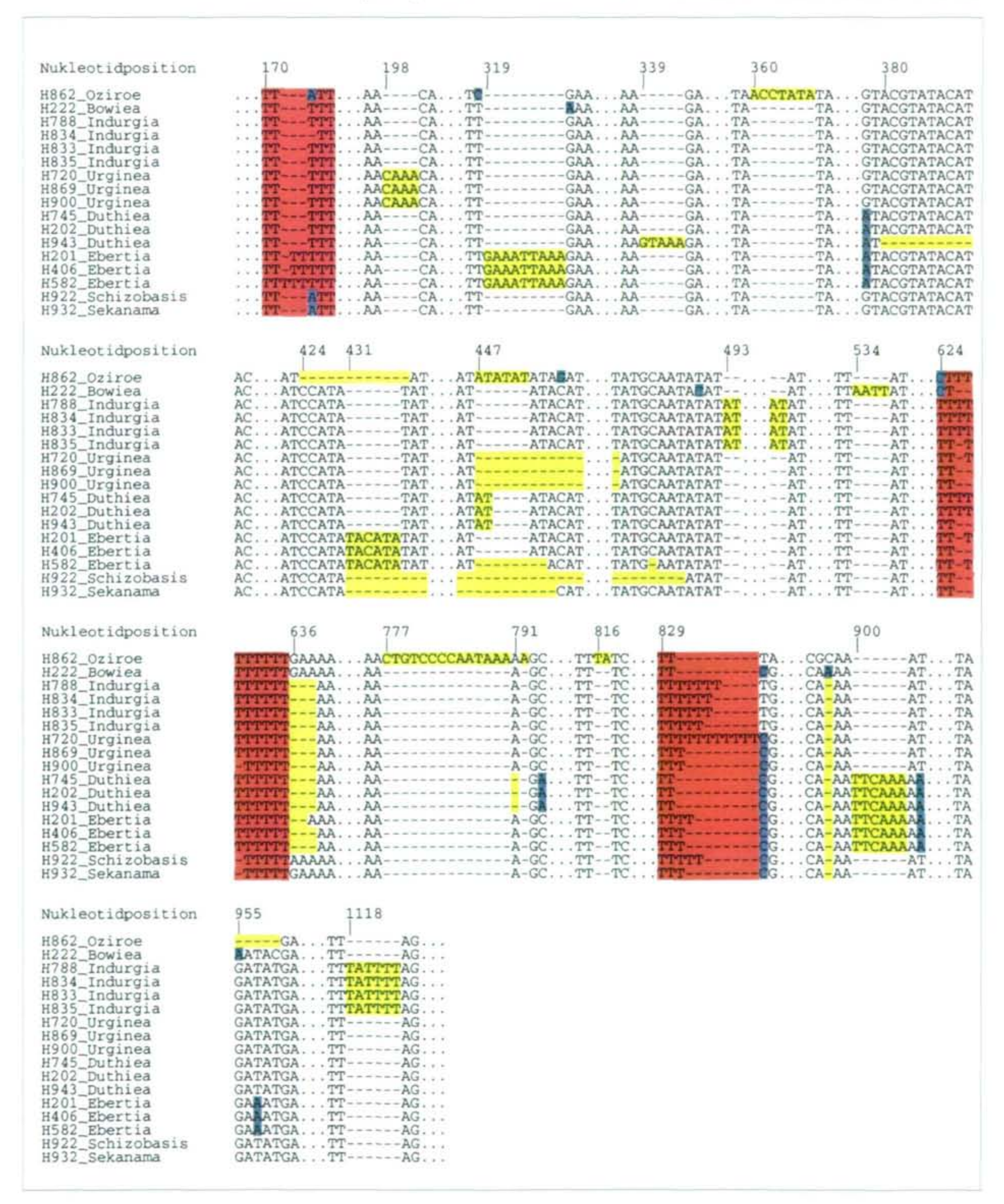


Abb. 37:
Insertionen/Deletionen (Indels) und variable Mikrosatelliten-Regionen der Gattungen *Oziroe*, *Bowiea*, *Indurgia*, *Urginea*, *Duthiea*, *Ebertia*, *Schizobasis* und *Sekanama*. Nukleotid-Substitutionen sind blau, Indels sind gelb und Mikrosatelliten-Regionen sind rot markiert. Die Originalpositionen in der Datenmatrix sind oberhalb des Alignments angegeben.

Meerzwiebelverwandtschaft *Indurgia* (100%); und die beiden afrikanischen Gattungen *Ebertia* (99%) und *Duthiea* (98%). Als Schwestersippe zu den restlichen Gattungen fungiert die madegassische Verwandtschaft von *Rhadamanthus* (76%). Die Gattung *Schizobasis* ist deutlich von *Bowiea* abgesetzt, obwohl sie wie *Bowiea* eine Mehrfach-Traube als Infloreszenz aufweist. *Litanthus*, *Rhadamanthopsis* und *Karoophila* sind möglicherweise Gattungen mit Reliktcharakter, da sie mit relativ langen Ästen voneinander getrennt sind. Die Gattung *Drimia* sensu stricto ist monophyletisch (67%). Relativ niedrige Bootstrap-Werte existieren für *Sekanama* (54%), die die Schwestergattung zur mediterranen Meerzwiebelverwandtschaft (*Charybdis*; 99%) darstellt. Die Gattungen *Geschollia* (98%), *Boosia* (98%), *Urgineopsis* (95%) und *Ledurgia* (99%) sind weitere monophyletische Gattungen, während für *Urginavia* die Bootstrap-Werte unter 50% liegen.

Unerwartet war die deutliche Separierung der Gattungen *Indurgia*, *Duthiea* und *Ebertia*. Ein Ausschnitt der DNA-Matrix zeigt allerdings deutlich, dass zusätzlich zu Nukleotidsubstitutionen eine Reihe von synapomorphen Indels charakteristisch für die einzelnen Gattungen sind (Abb. 37). *Ebertia* besitzt diagnostische Indels in Position 319, 431 und 900 (letztere gemeinsam mit *Duthiea*). Zusätzlich zur gemeinsamen Synapomorphie mit *Ebertia* in Position 900 besitzt *Duthiea* charakteristische Indels in Position 447 und 791. Deutlich verschieden von den beiden Gattungen ist *Indurgia* mit zwei charakteristischen Indels in Position 493 und 1118. Drei variable poly-T-Mikrosatelliten-Regionen in Position 170, 624 und 829 könnten für weitere Differenzierungen verwendet werden, sind aber in der vorliegenden Untersuchung nicht berücksichtigt worden, da der Probenumfang für diese Gattungen zu gering war.

Auch eine konservative phylogenetische Rekonstruktion (Strict Consensus, 10.000 Bootstrap-Wiederholungen) ändert an der Monophylie der Gattungen nichts (Abb. 38). Als einzige Gattung wird *Urginavia* polyphyletisch, während alle anderen Gattungen monophyletisch bleiben.

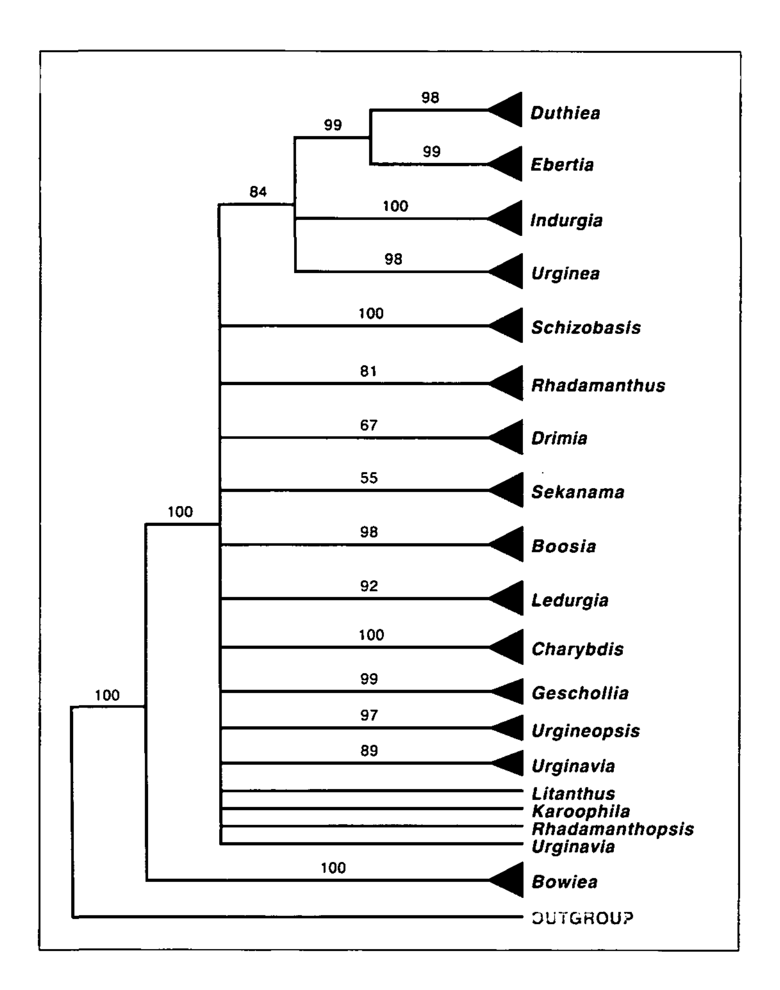


Abb. 38: **Zusammengefasster Strict-Consensus-Tree der *Urgineoideae*. Im Strict-Consensus-Tree kollabieren die meisten intergenerischen Dichotomien zu Polytomien, die Monophylien der meisten Gattungen mit Ausnahme von *Urginavia* bleiben aber erhalten.**

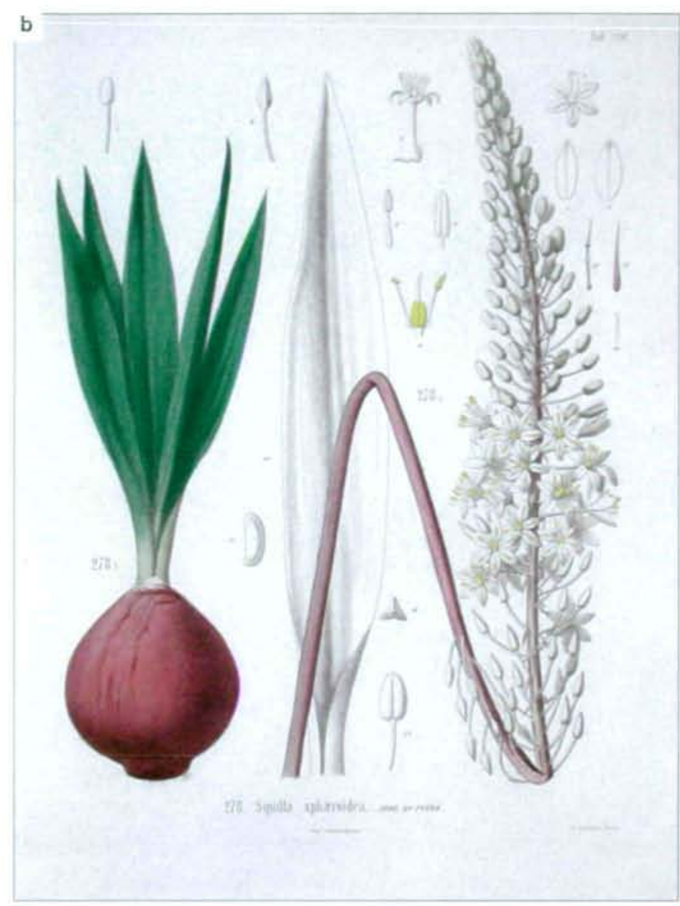
Karyologie und Verbreitung der Gattungen *Urginea* und *Charybdis* im Mediterranraum

Im Mittelmeerraum kommen als Vertreter der *Urgineoideae* nur die beiden Gattungen *Urginea* und *Charybdis* vor. Während *U. fugax*, die Art der Gattung *Urginea* mit dem größten besiedelten Areal im Mediterranraum, eindeutig der Verwandtschaft um *Indurgia*, *Ebertia*, *Duthiea* angehört, befindet sich die Gattung *Charybdis* in unmittelbarer Nähe zu *Sekanama* in einer bereits etwas

a



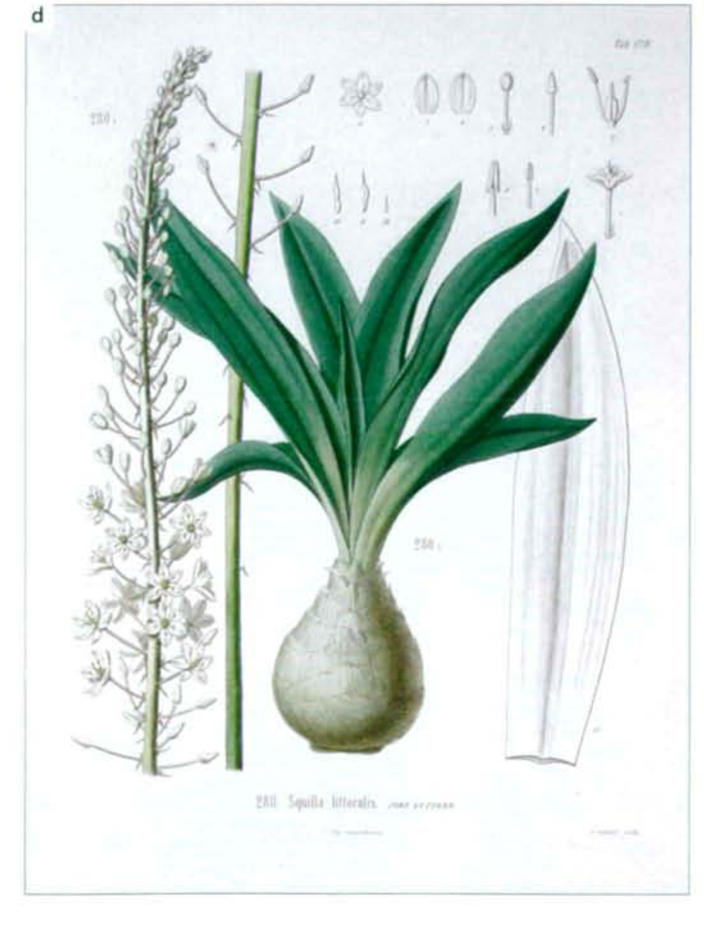
b



c



d



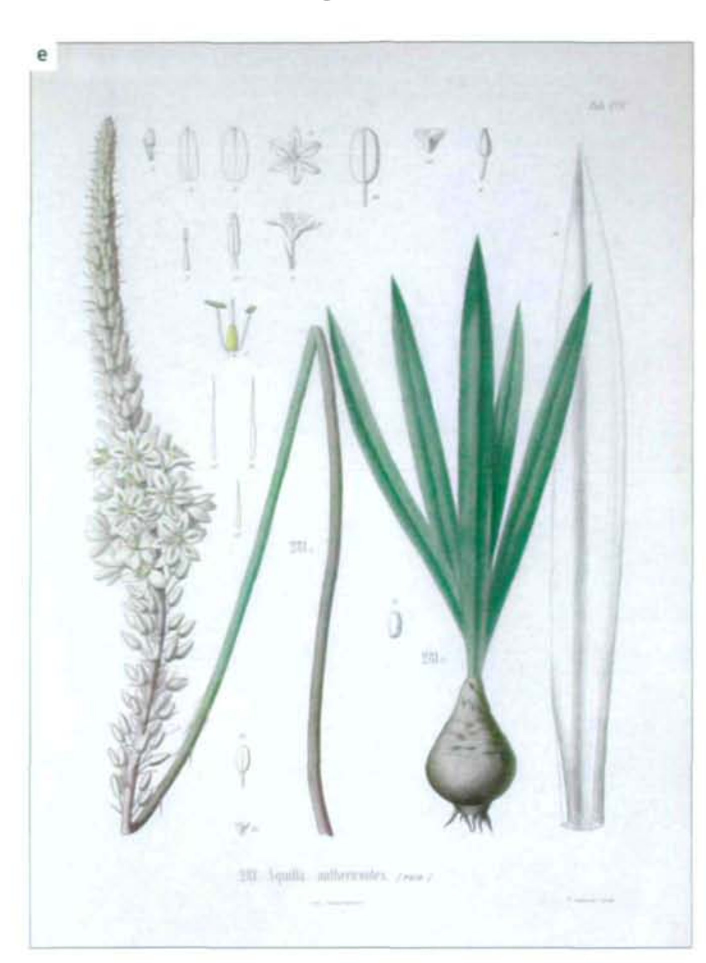


Abb. 39:
***Charybdis*. Abbildungen aus JORDAN & FOURREAU, Icones ad Floram Europae. (1866-68). a) *Squilla numidica*, b) *Squilla sphaeroidea*, c) *Squilla insularis*, d) *Squilla litoralis*, e) *Squilla anthericoides*.**

Reliktvorkommen darstellen. Innerhalb der Gattung *Urginea* sind nur diploide Sippen mit 2n = 20 bekannt.

Die Gattung *Charybdis* gliedert sich in eine Reihe von Ploidiestufen von 2n = 2x, 3x, 4x, 5x, bis 6x (ältere Literatur bei SPETA 1980; SPETA in KRENN & al. 2001; RUIZ REJON & al. 1978).

Auf Grund der leicht erkennbaren gewellten Blätter wurde *C. undulata* stets als eigene Art geführt. Sie kommt hauptsächlich als diploide Sippe an der Nordküste Afrikas von Marokko im Westen bis nach Palaestina im Osten vor (Abb. 41). Die Flora Palaestinas (FEINBRUN-DOTHAN 1986) gibt für *C. undulata* tetraploide Sippen mit 2n = 4x = 40 an (nicht überprüft).

Der Rest der Gattung *Charybdis* wird in den Florenwerken meist nicht weiter unterschieden, sondern unter *C. maritima* subsumiert, obwohl JORDAN & FOURREAU bereits 1867 eine weitere Aufteilung vorgeschlagen haben, die auch mit Farbabbildungen belegt wurden (Abb. 39). Bestenfalls wird noch die geographisch isolierte Art *C. hesperia* auf den Kanarischen Inseln als eigenständige Art anerkannt, obwohl SPETA schon 1980 in einer umfangreichen karyologischen Analyse auf weitere Differenzierungsmöglichkeiten hingewiesen hat. Die Verbreitungsmuster der einzelnen Ploidiestufen zeigen charakteristische geographische Unterschiede (Abb. 42-44).

Die diploiden Sippen haben ihr hauptsächliches Verbreitungsgebiet im zentralen Mittelmeerraum (Sizilien, Calabrien,

abgeleiteten Position (Abb. 36, 38). Eine direkte Verwandtschaft von *Charybdis* mit *Urginea*, wie sie mehrfach, unter anderem auch auf Grund karyologischer Ähnlichkeiten (die Chromosomenbasiszahl ist bei beiden Arten x = 10), vermutet worden war, ist offensichtlich keine gegeben. Eine Zuordung der Meerzwiebel zur Gattung *Urginea* ist daher schlichtweg falsch, da die Typusart mit *Urginea fugax* (SPETA 1998a: 92) eindeutig einer anderen Verwandtschaftsgruppe angehört. Nicht zu Unrecht spricht HEGNAUER (1986: 692) von einer "verpfuschten" Gattung *Urginea*, die als Heimat für die Meerzwiebel nicht so recht passt. Die Gattung *Urginea* kommt mit den beiden Arten *U. fugax* und *U. olivieri* im NW Afrikas vor (Marokko, Algerien, Tunesien) und dringt mit einigen Fundorten auf Korsika und Sardinien, sowie in Calabrien und Puglia bis in den zentralen Mittelmeerraum vor (Abb. 40). Auf den Balearen sind 2 Fundorte (Ibiza) bekannt, die wahrscheinlich

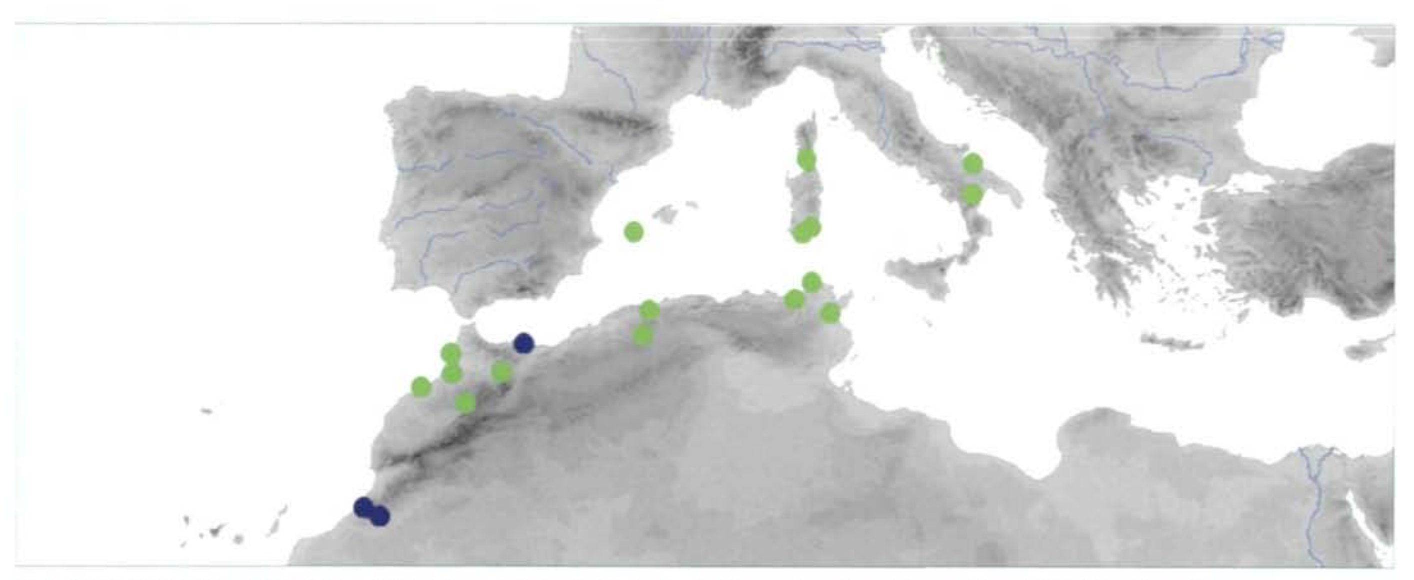


Abb. 40: Verbreitung der Gattung *Urginea* im Mediterranraum. ● *U. fugax* (2n = 2x = 20) ● *U. olivieri* (2n = 2x = 20)

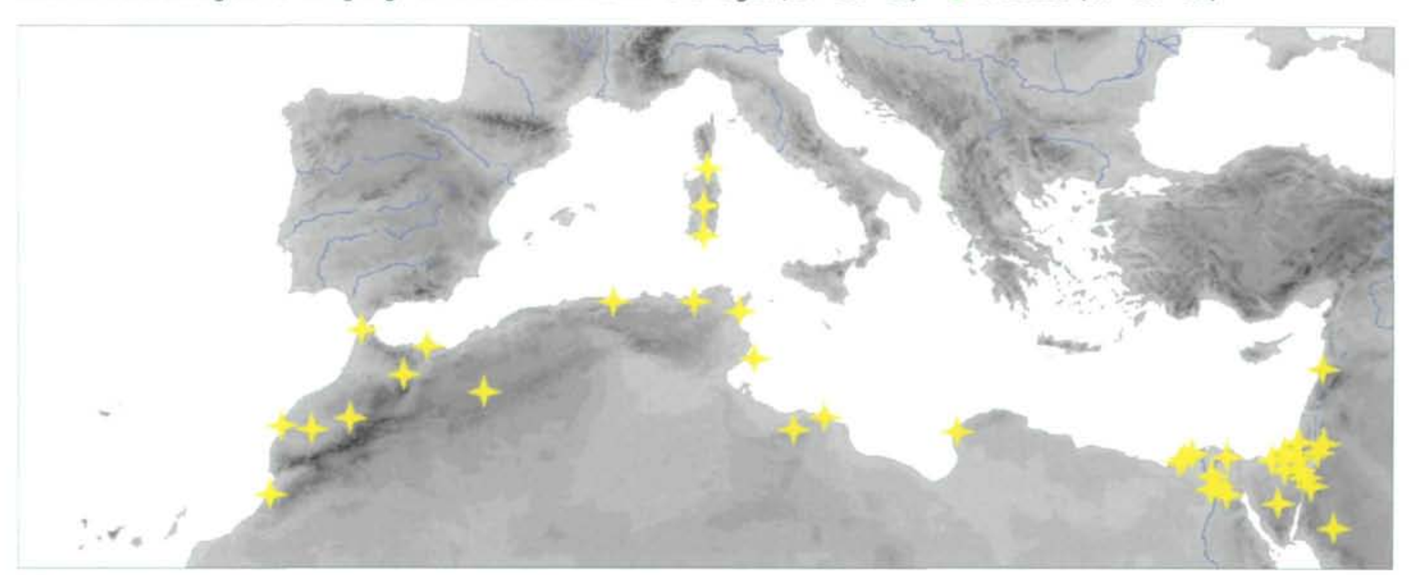


Abb. 41: Verbreitung der Gattung *Charybdis* im Mediterranraum.
C. undulata (2n = 2x = 20 [Literaturangaben für den O Mediterranraum auch 2n = 4x = 40])

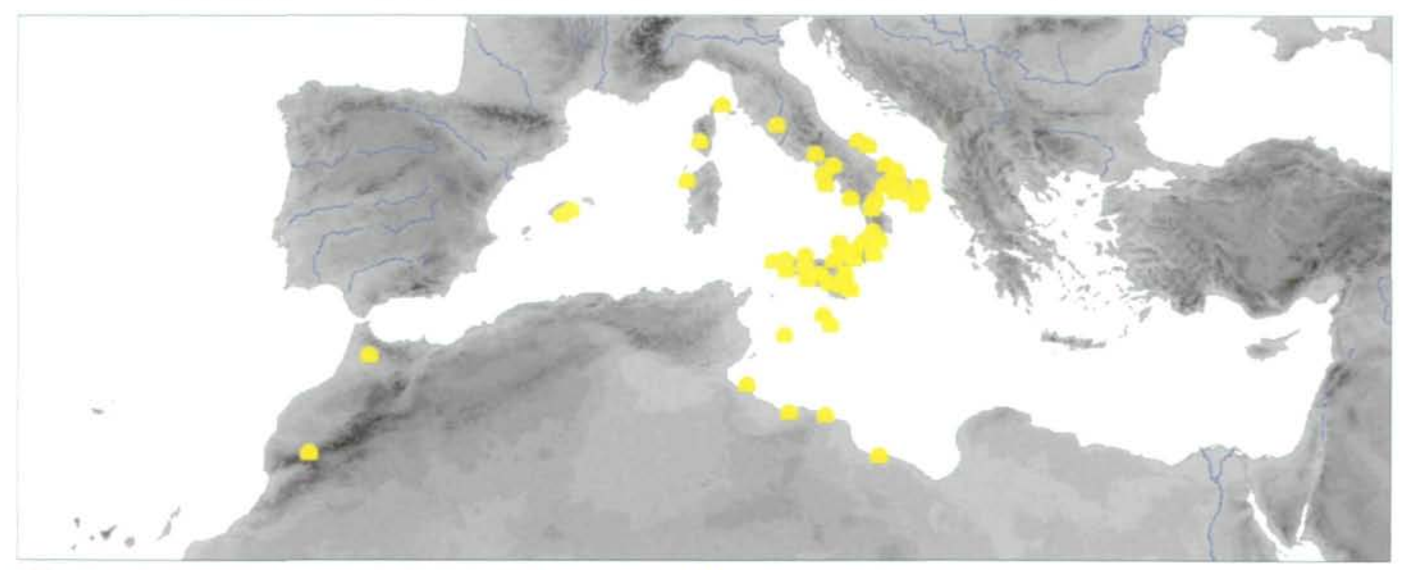


Abb. 42: Verbreitung der Gattung *Charybdis* im Mediterranraum. ● *C. pancration* (2n = 2x = 20)

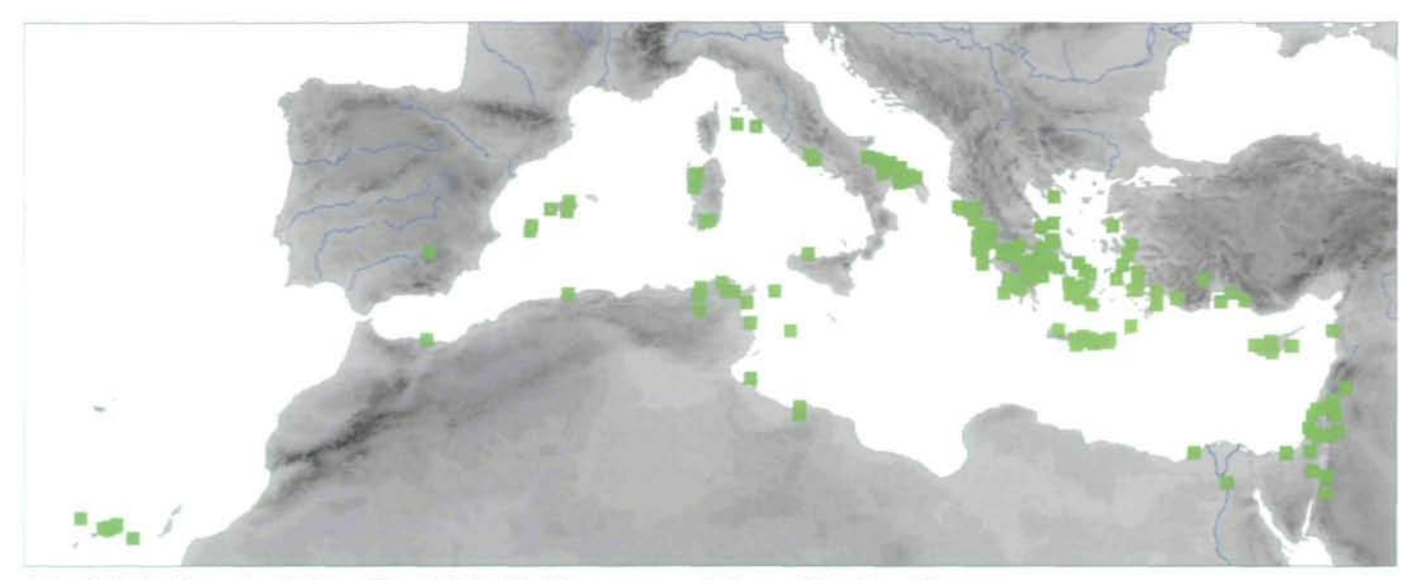


Abb. 43: Verbreitung der Gattung *Charybdis* im Mediterranraum. ■ *C. spp.* (2n = 4x = 40)

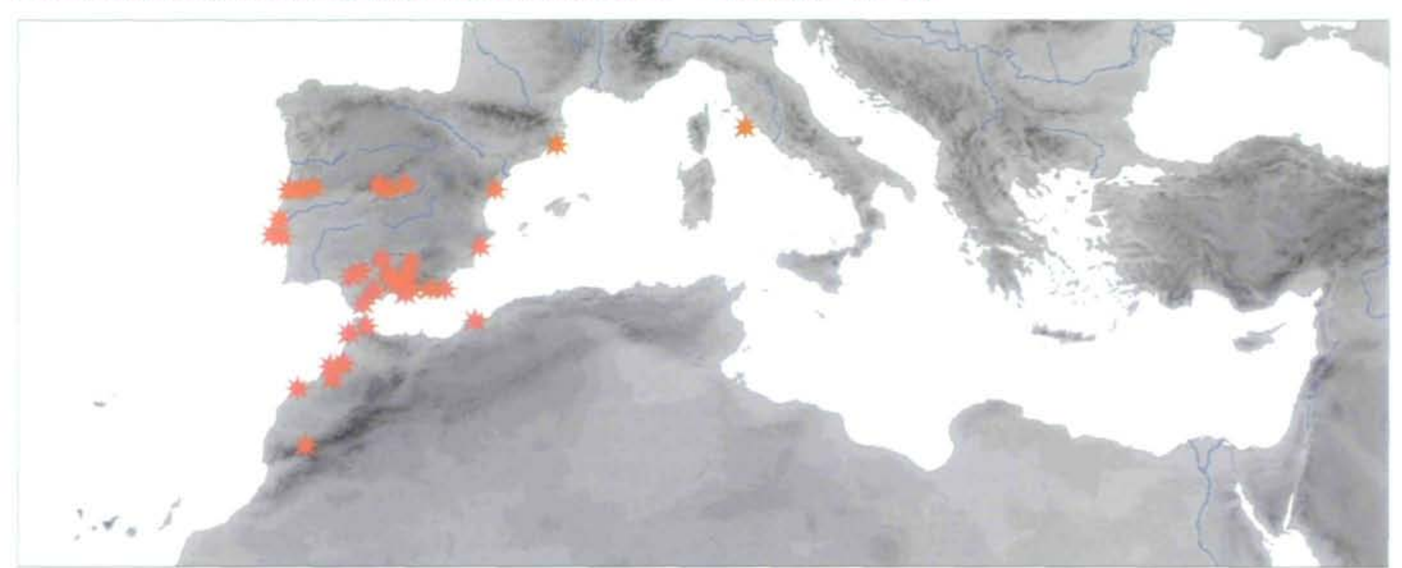


Abb. 44: Verbreitung der Gattung *Charybdis* im Mediterranraum ✸ *C. spp.* (2n = 4x = 60)

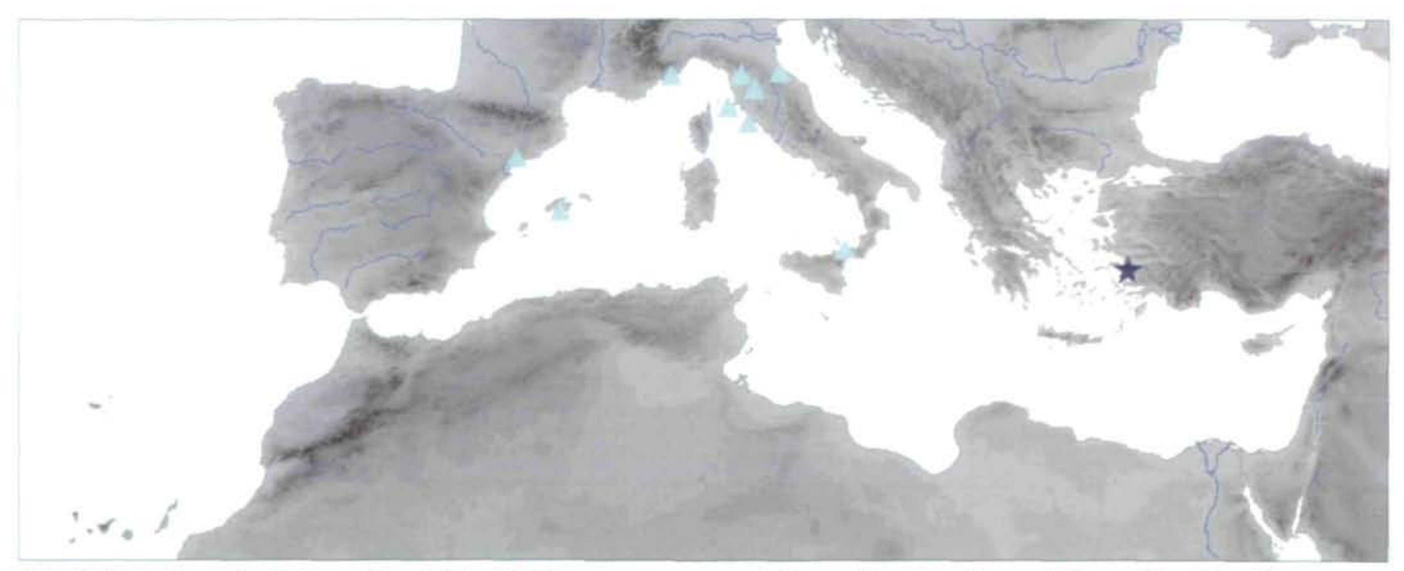


Abb. 45: Verbreitung der Gattung *Charybdis* im Mediterranraum. ▲ *C. spp.* (2n = 3x = 30) ★ *C. spp.* (2n = 5x = 50)

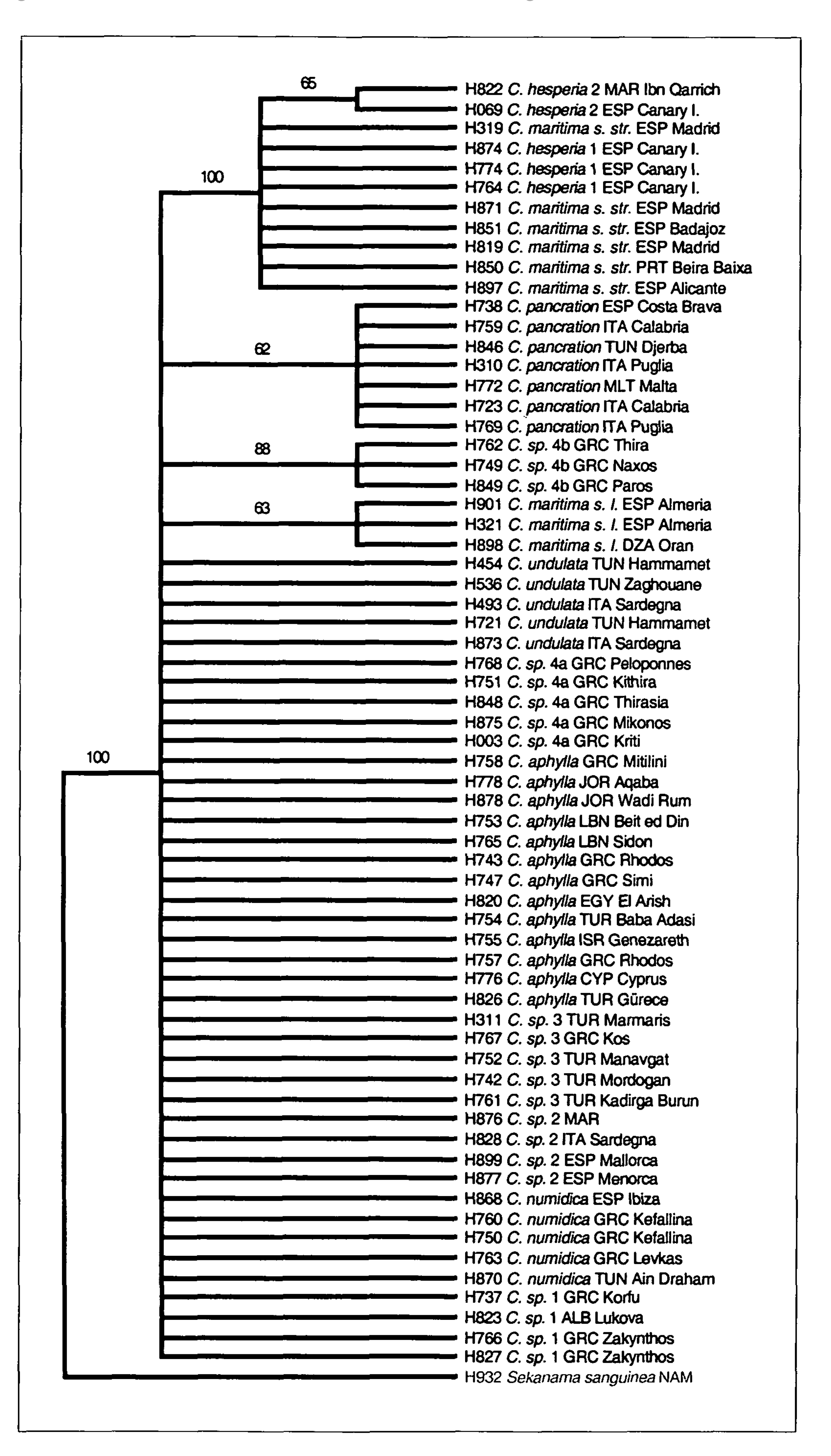


Abb. 46:
Strict-Consensus-Tree der Gattung *Charybdis*. Als Outgroup wurde die Schwestergattung *Sekanama* definiert. Bootstrap-Werte > 50% sind oberhalb der Äste angegeben. Die Analyse der Nukleotidsubstitutionen alleine führt zu einer nicht aufgelösten Polytomie für die meisten Sippen.

Bari, Puglia) sowie auf den Inseln Malta, Lampedusa und den angrenzenden Gebieten Nordafrikas; außerdem kommen auf Sardinien, Korsika, auf den Balearen und im westlichen Afrika (Marokko) diploide Sippen vor (Abb. 42). Zumindest die Sippen in Süditalien, Malta und angrenzendem Tunesien sind von SPETA (1980) der Art C. *pancration* zugerechnet worden.

Die tetraploiden Sippen sind hauptsächlich im östlichen Mittelmeer verbreitet (Abb. 43), es treten aber auch auf dem italienischen Festland, auf Sardinien, den Balearen, in Tunesien, Algerien und Marokko Tetraploide auf. Die auf den Kanarischen Inseln endemische C. *hesperia* ist ebenfalls tetraploid.

C. *maritima* sensu stricto ist hexaploid und wächst auf der iberischen Halbinsel und in den angrenzenden Teilen Marokkos und Algeriens (Abb. 44).

Triploide Sippen kommen in Spanien nur nördlich des Ebro, in Südfrankreich und im angrenzenden Italien bis auf die Höhe von Elba vor (Abb. 45). Einzelne Fundorte existieren auf Mallorca und Sizilien. Eine pentaploide Sippe ist weiters aus der Türkei beschrieben worden (Abb. 45).

DNA-Analyse der Gattung *Charybdis* im Mediterranraum

Die DNA-Sequenzen zeigen nur teilweise Übereinstimmung mit den karyologischen Daten. Der Strict-Consensus-Tree der Gattung *Charybdis* mit Outgroup *Sekanama* belegt zwar die Monophylie der Gattung *Charybdis* (100% Bootstrap-Support), die Resolution der Nukleotidsubstitutionen alleine reicht aber nicht aus, alle Gruppen aufzulösen (Abb. 46). Einzig die C. *hesperia*/C. *maritima* sensu stricto-Verwandtschaft, sowie eine kleine Gruppe von geographisch eng begrenzten Sippen in der Zentralägäis (Naxos, Paros, Thira), zeigen genug Synapomorphien um als deutlich abgesetzte Gruppen aufzuscheinen (Bootstrap-Werte von 99% bzw. 86%). Die restlichen Gruppen sind entweder statistisch nur schwach abgesichert, wie die C. *pancration*-Verwandtschaft (63% Bootstrap-Support) bzw. die C. *maritima* sensu lato-Gruppe (63% Bootstrap-Support) oder zeigen überhaupt keine Parsimony-informativen Nukleotidsubstitutionen. Nicht einmal die morphologisch leicht unterscheidbare Art C. *undulata* kann aufgrund der Sequenzdaten in dieser Analyse von anderen *Charybdis*-Arten unterschieden werden (Abb. 46, 47). Nach 10.000 Bootstrap-Wiederholungen ergaben sich für den gezeigten phylogenetischen Baum mit einer Länge von 25 Schritten folgende Parameter: CI=0.840, RI=0.940, RC=0.790, HI=0.160. Die Zuordnung von Ploidiestufen zu den einzel-

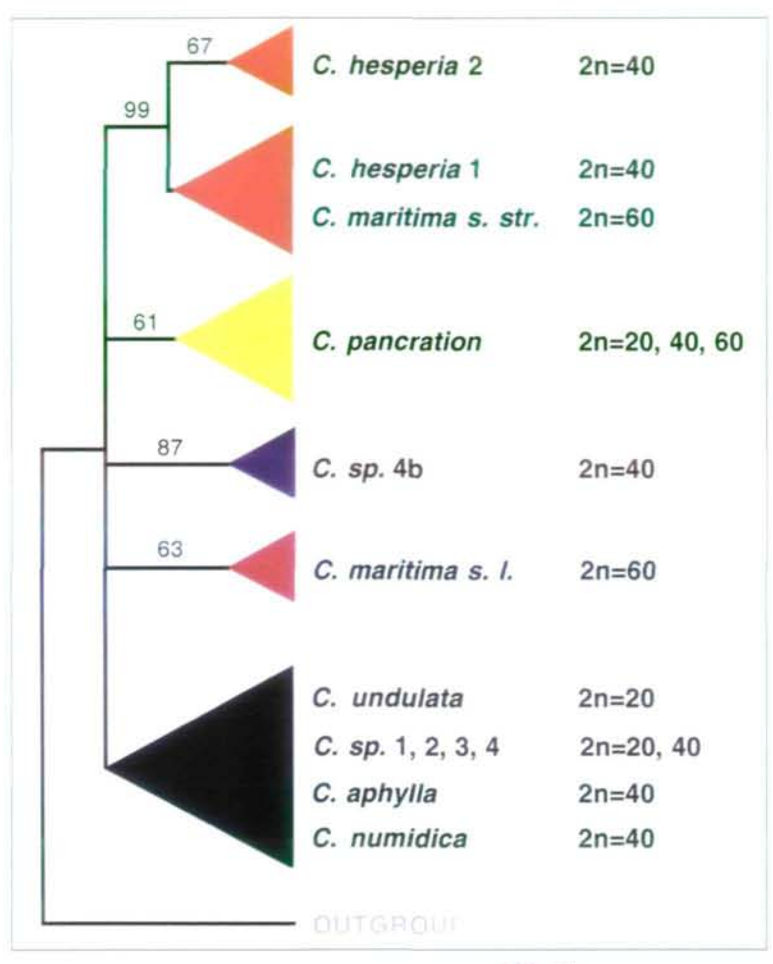
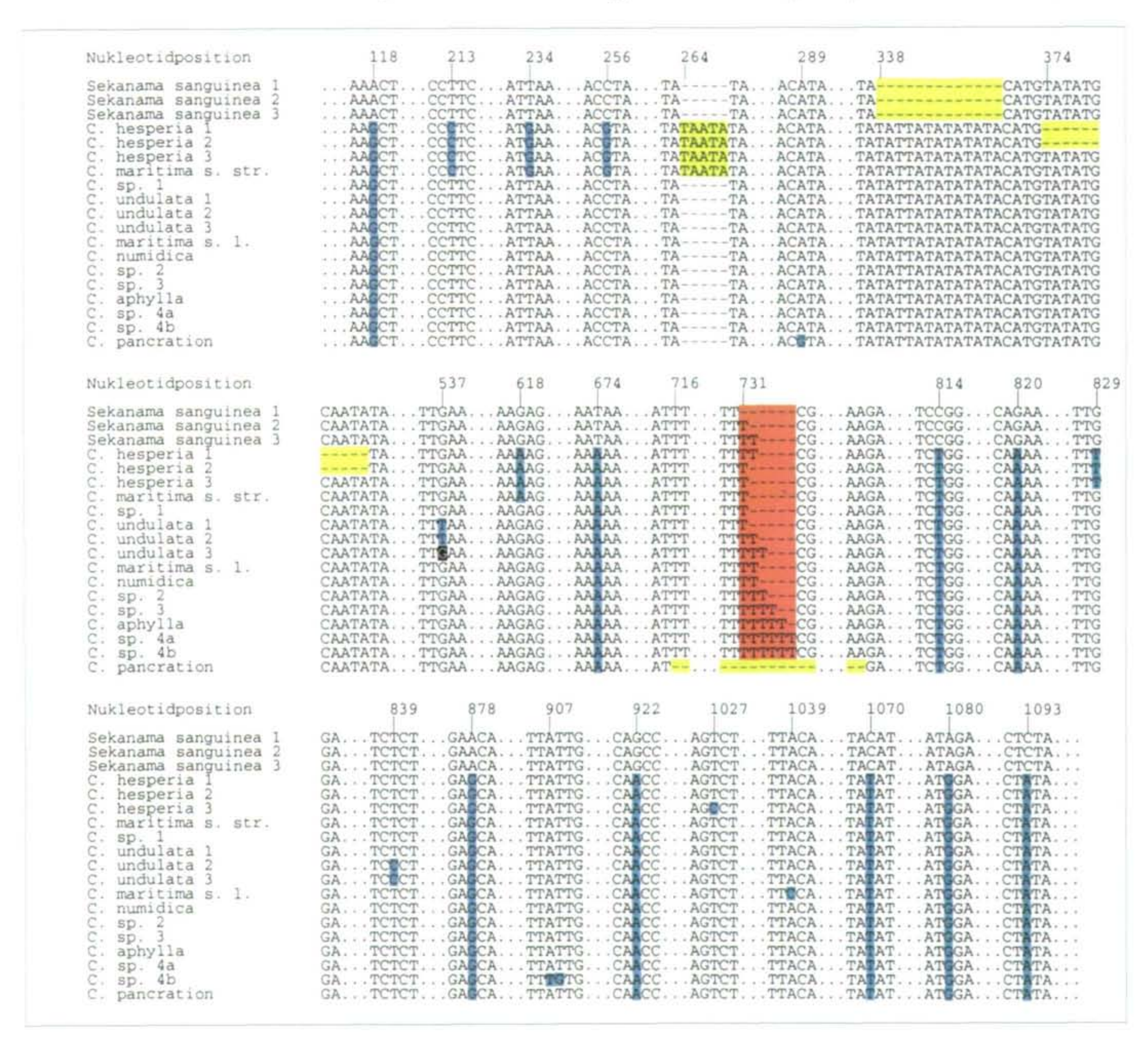


Abb. 47:
Der nach Sippen zusammengefasste MP-Tree zeigt, dass die *C. hesperia*/ *C. maritima*-Verwandtschaft und die Gruppe *C. undulata*, *C. aphylla*, *C. numidica*, *C. sp.* 1, 2, 3 und 4 nicht aufgelöst sind.

Abb. 48:
Variable Positionen in den *trnL/F*-DNA-Sequenzen innerhalb der Gattung *Charybdis* (Outgroup: *Sekanama*). Nukleotid-Substitutionen sind blau, Insertionen/Deletionen (Indels) sind gelb und die poly-T-Mikrosatellitenregion ist rot markiert. Die Orginalpositionen in der Datenmatrix sind oberhalb des Alignments angegeben.

nen Gruppen (Abb. 47) zeigt, dass das Ermitteln von Chromosomenzahlen alleine nicht ausreicht, exakte Gruppenbildungen vorzunehmen. Diploide Sippen kommen in 2 verschiedenen Verwandtschaftsgruppen vor, hexaploide sogar in drei und die tetraploiden Sippen sind auch auf mehrere phylogenetisch verschiedene Gruppen verteilt.



Eine genaue Analyse der Sequenzdaten (Abb. 48) zeigte aber zusätzlich zu Nukleotidsubstitutionen informative Insertionen/Deletionen für die Gattung *Charybdis* in Position 264 (Synapomorphie *für C. hesperia/C. maritima* s. str.), in Position 374 (Synapomorphie für eine *C. hesperia* Untergruppe) und in Position 716 (Synapomorphie für *C. pancration*). Außerdem existiert in der intergenischen Sequenz zwischen trnL-trnF eine hypervariable poly-T-Mikrosatellitenregion, die bei den Arten der Gattung *Charybdis* eine Variationsbreite von 10-15 T-Wiederholungen aufweist (Position 731). Unter Einbeziehung dieser Daten kann eine zusätzliche Auflösung in kleinere, in sich homogene Gruppen erreicht werden (Abb. 49). Werden diese Daten in

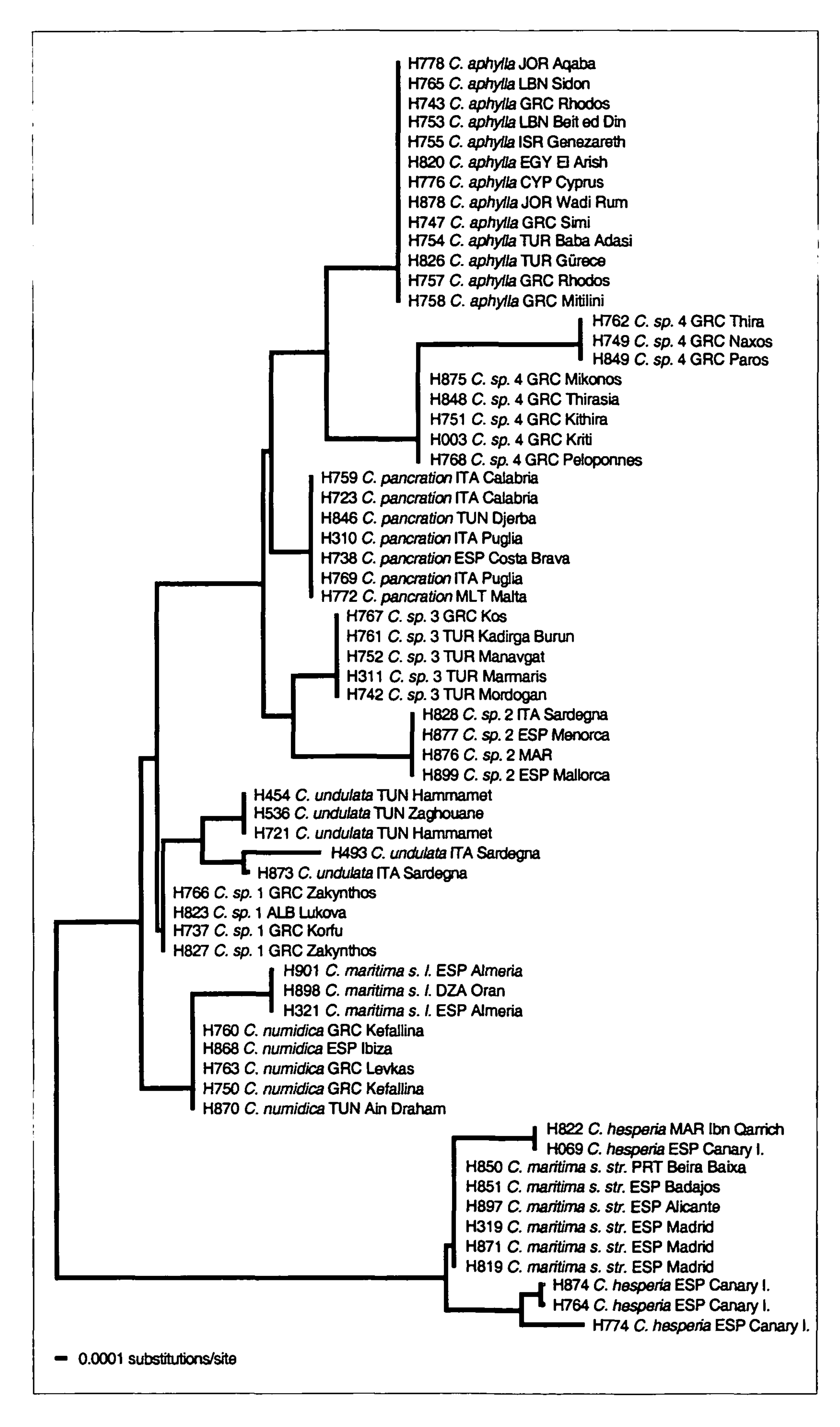


Abb. 49: Neighbor-Joining-Tree (Midpoint-Rooting) der Gattung *Charybdis* unter Einbeziehung von Deletionen/Insertionen und Mikrosatellitendaten aus der IGS-Region zwischen *trnL-trnF*. Die Mikrosatellitendaten bringen eine zusätzliche Auflösung und ermöglichen eine weitere Sippengliederung, die im wesentlichen geographische Bezüge widerspiegelt (vergl. Verbreitungskarte in Abb. 51).

einem geographischen Zusammenhang interpretiert, ergeben sich einige interessante Beziehungen (Abb. 50, 51): (1) Im östlichen Mediterranraum (Levante, Kleinasien) existieren mindestens 2 Verwandtschaftsgruppen. Eine davon könnte mit *C. aphylla* identisch sein. (2) In der Zentralägäis (Kreta, Peloponnes, Kykladen) existiert eine Sippe mit einer lokalen Untersippe (Naxos, Paros, Thira). (3) Die Ionischen Inseln bilden mit dem angrenzenden Albanien eine Verwandtschaftsgruppe; (4) die aus Tunesien beschriebene Art *C. numidica* erreicht einerseits im W die Balearen, geht aber auch in den Osten bis an die Westküste Griechenlands. (5) Die *C. pancration*-Verwandtschaft reicht von Tunesien über Malta und Süditalien mindestens bis ins Monte Gargano-Gebiet und enthält diploide und tetraploide Sippen. Ein Fundort im Norden Spaniens (hexaploid!) gehört ebenfalls eindeutig der *C. pancration*-Verwandtschaft an. (6) Eine weitere Verwandtschaftsgruppe geht von Marokko über die Balearen bis nach Sardinien und setzt sich hauptsächlich aus tetraploiden Sippen zusammen – die marokkanische Sippe ist allerdings diploid! (7) Die hexaploiden *C. maritima*-Sippen auf der iberischen Halbinsel und im angrenzenden Algerien gehören zwei verschiedenen Verwandtschaftgruppen an: die Sippen in Portugal und im Zentralraum Spaniens bis Alicante sind mit *C. hesperia* näher verwandt, während (8) die algerischen und südspanischen Sippen (Andalucia) mit *C. numidica* verwandt sind. (9) *C. hesperia* ist nicht auf den kanarischen Inseln endemisch, sondern kommt auch im angrenzenden Marokko vor.

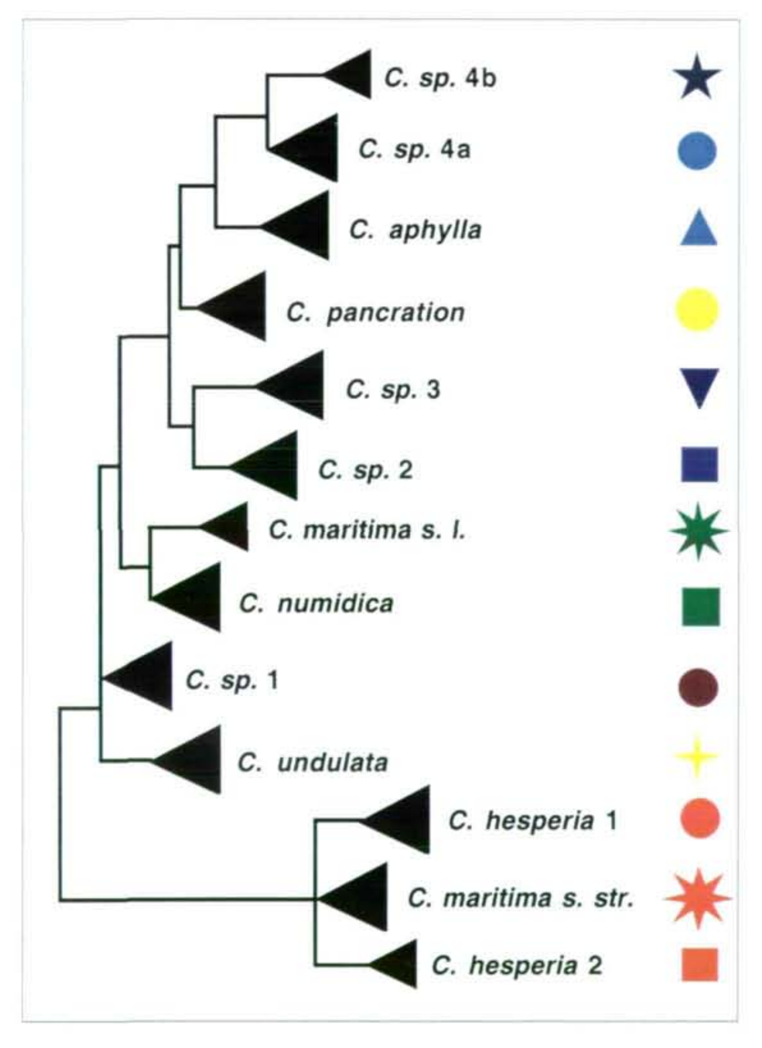


Abb. 50:
Nach Sippen zusammengefasster NJ-Tree aus Abb. 49. Die Darstellung zeigt deutlich, dass das hexaploide *C. maritima* Aggregat auf mindestens 2 Plastidentypen (*C. hesperia*- bzw. *C. numidica*-Typen) zurückgeführt werden kann. Die Symbole am rechten Rand korrespondieren mit den Fundortssignaturen in der Verbreitungskarte.

Diskussion

Die modernen Methoden der Chemie ermöglichen eine auf der einen Seite immer genauere Charakterisierung der Arten, womit bislang unerwartete Einblicke in die Verwandtschaftsverhältnisse möglich werden. Auf der anderen Seite sind die Systematiker insbesondere bei den *Hyacinthaceae* den antiquierten Ansichten sehr verhaftet und nicht bereit, unvoreingenommen Art für Art die einzelnen Pflanzenteile bestmöglich neuerlich zu beschreiben. Somit klafft ein tiefer Spalt zwischen DNA-Sequenz-Daten und herkömmlicher Pflanzenbenennung. Dieser unangenehmen, ja peinlichen Situation versuchen manche durch weite Fassung von Gattungen und Arten zu entgehen, bedenken dabei nicht, dass die Probleme damit nur auf andere Rangstufen verlegt werden. Darüber hinaus ist zum Zusammenziehen in weiter gefasste Taxa ein hohes Maß an Wissen über die Verwandtschaft

notwendig, die sich nicht immer in oberflächlicher Ähnlichkeit ausdrückt. Die neuen molekularen Einsichten zeigen jedenfalls Wirkung. Zum einen sind die Grenzen der Familie *Hyacinthaceae* erstmals sichtbar geworden, zum anderen ist eine Subfamiliengliederung ermöglicht worden. Innerhalb dieser Subfamilien sollten nun einigermaßen gleichwertige Gattungen angestrebt werden. Dabei wird nun die schlechte Kenntnis der Arten erst so richtig bewusst. Ein Zustand, der baldmöglichst behoben werden sollte. Die Orientierung wird an Verwandtschaftsgruppen erfolgen müssen, die infolge einigermaßen brauchbarer Revisionen den nötigen Überblick gestatten. Bei den Hyacinthaceen, die LINNÉ 1753 noch in den drei Gattungen *Scilla*, *Ornithogalum* und *Hyacinthus* untergebracht hatte, ist eine verwandtschaftsorientierte Gattungsaufteilung seit MEDICUS (1791) bis in unsere Tage herauf sukzessive durchgeführt worden. Das Ergebnis ist einsichtig, die vielen neuen Gattungen werden allgemein anerkannt. Streitpunkte gibt es nur noch wenige: *Muscari* wäre z. B. ein solcher. Sollten die Arten in einer Gattung untergebracht sein oder auf mehrere aufgeteilt werden? Die molekularen Daten weisen auf eine monophyletische Gruppe (PFOSSER & SPETA 1999), es genügt wohl eine Gattung.

Die ebenfalls sehr heterogene LINNÉ'sche Gattung *Scilla* hat leider keine über 200 Jahre sich hinziehende kontinuierliche Zerteilung erfahren. Als SPETA (1979: 427) anhand karyologischer Merkmale die einzelnen *Scilla*-Arten in Gruppen aufteilte, fehlte es noch an morphologischen Merkmalen und Daten, um Gattungsbeschreibungen realisieren zu können. Merkmalsfindung und Datenerhebung Art für Art haben es 1998a möglich gemacht, auch *Scilla* in natürliche Gattungen aufzuteilen. Sicher ein Schock für manche, eine allmähliche Vermehrung der Gattungen hätte möglicherweise weniger Unwillen geweckt! Nun hat die Gattung *Scilla* LINNÉs aber noch einen zusätzlichen Klotz am Bein, und zwar "*Scilla maritima*", die Meerzwiebel, die vor allem südlich der Sahara mit einer gewaltigen Verwandtschaft vertreten ist. Auf diesen Umstand hat SPETA 1980 erstmals hingewiesen, mehr oder weniger vergeblich. Für dieses lästige Anhängsel musste 1998a eine eigene Unterfamilie *Urgineoideae* SPETA geschaffen werden. Zweifelsohne wäre es angenehm, wären Revisionen wie die von TANG (1998) über *Physodia* SALISB.

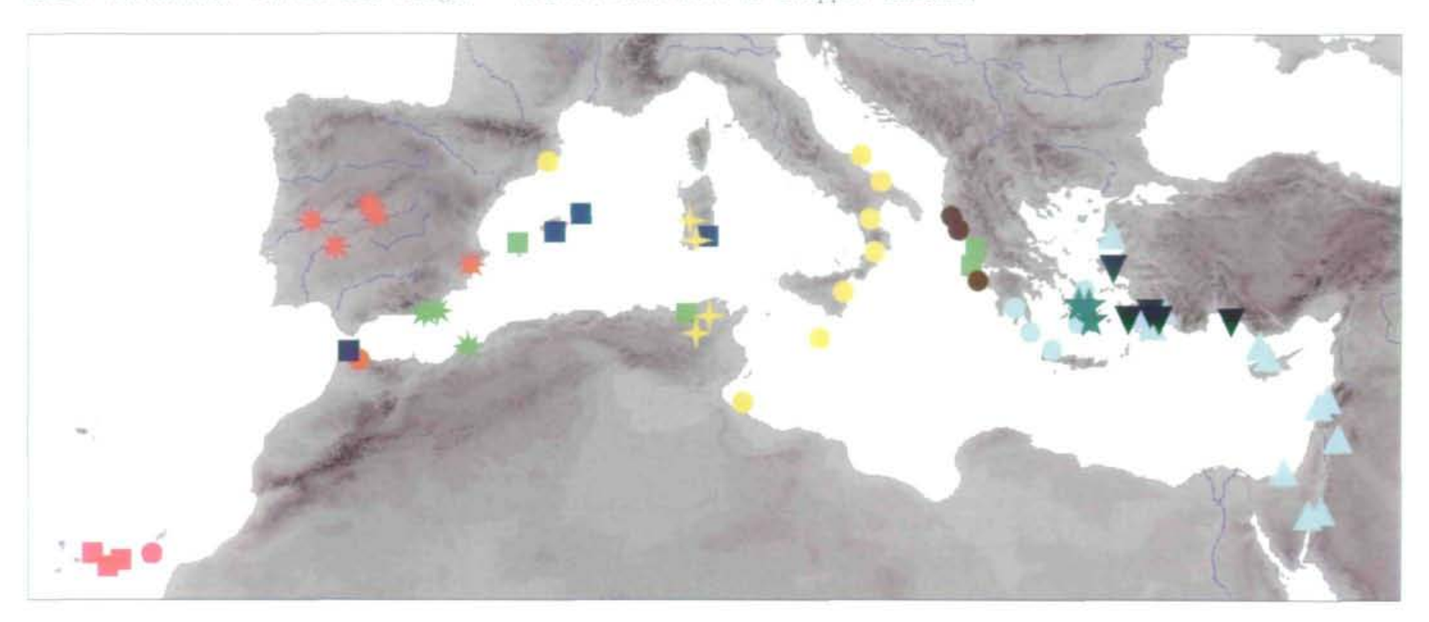


Abb. 51:
Verbreitungsmuster der Plastiden-DNA-Typen innerhalb der Gattung *Charybdis*. Zur Erklärung der Symbole siehe Abb. 50.

= *Fusifilum* RAF. für andere Gattungen ebenfalls vorhanden. Leider existieren aber sonst keine Bearbeitungen.

Es besteht kein Zweifel, dass die Wiege der *Urgineoideae* im Süden Afrikas stand. Von dort sind offensichtlich zwei Gattungen am Westrand Afrikas in den Mittelmeerraum vorgedrungen: *Urginea* s. str., deren verwandtschaftliche Bande zu *Indurgia* erkennbar wurden, zu einer Gattung, die am indischen Subkontinent verbreitet ist. Diese beiden sind übrigens auch im Bufadienolidmuster ähnlich. Ob nun Südafrikas *Urginea indica* mit *Indurgia indica* oder mit der Gattung *Duthiea* übereinstimmt? Es wäre durchaus möglich, dass im Süden Afrikas noch direkte Verwandte von *Indurgia* zu finden wären, da beim Zerfall des Gondwanalandes der indische Subkontinent an dieser Region von der afrikanischen Platte abgebrochen ist. Ohne ensprechendes Untersuchungsmaterial kann diese Frage wohl nicht beantwortet werden. "*U. indica*" von West- bis Ostafrika ist jedenfalls nicht *Indurgia indica*, sondern eine eigenständige Gruppe: *Duthiea senegalensis* agg. Auch hier wird die Notwendigkeit deutlich vor Augen geführt, dass eine Analyse nur dann sinnvolle Ergebnisse liefern kann, wenn die Verbreitungsgebiete der Taxa bestmöglich mit Untersuchungsproben abgedeckt sind. In einer vorangegangenen Analyse (PFOSSER & SPETA 1999) sind wir selbst, aus Mangel an Vergleichsmaterial, noch davon ausgegangen, dass *Thuranthos indicum* (=*Duthiea senegalensis* dieser Analyse) mit der indischen Verwandtschaft kongenerisch ist.

Letztes Jahr legte STEDJE (2000) eine Studie vor, in der 14 Vertreter der *Urgineoideae* molekular untersucht wurden. In dieser Analyse kommt sie ähnlich wie wir zu dem Schluss, dass die Gattungen der *Urgineoideae* eine monophyletische Gruppe bilden und deutlich von Vertretern der *Ornithogaloideae* und *Hyacinthoideae* abgesetzt sind. Im Gegensatz zu den Ergebnissen der hier vorgelegten Arbeit schließt sie aber weiter, dass kein Grund bestünde, die Gattungen *Drimia*, *Urginea* und *Thuranthos* als separate Gattungen zu führen und plädiert für eine weit gefasste Gattung *Drimia*. In beiden Kladogrammen ihrer Studie ist die Gattung *Drimia* monophyletisch und nur *Bowiea* und *Schizobasis* werden als eigenständige Gattungen zugelassen. Es erhebt sich natürlich die Frage, warum bei zwei auf DNA-Sequenzen aufbauenden Untersuchungen ganz konträre Schlussfolgerungen gezogen werden können (STEDJE 2000 und PFOSSER & SPETA 1999 bzw. in vorliegender Publikation). Einer der Gründe kann sicher darin liegen, dass von 14 untersuchten Proben (STEDJE 2000) keine abgerundete Studie erwartet werden kann. Selbst bei 113 Herkünften (diese Studie) muss manches offen bleiben, aber die einzelnen Gruppen ordnen sich doch mit größerer Sicherheit an. Sieht man sich die Arbeit STEDJES im Detail an, fällt auf, dass die beiden Kladogramme in Bezug auf die Zusammensetzung der Taxa nicht übereinstimmen. Im ersten Kladogramm (STEDJE 2000: Fig. 1) fehlen die beiden, in unserer Analyse zur abgeleiteten mediterranen Gattung *Charybdis* gehörenden Taxa *Drimia maritima* und *D. undata*, während im zweiten Kladogramm (STEDJE 2000: Fig. 2) die Gattung *Schizobasis* und die basale Gattung *Bowiea* fehlen und nur als einzige weitere Gattung die Outgroup-Gattung *Ornithogalum* inkludiert ist. Es wird leider kein Grund für diese Vorgangsweise angegeben und ist deshalb vom Blickpunkt des Lesers aus nicht verständlich, zumal gerade das Weglassen von basalen bzw. abgeleiteten Gruppen in einem Kladogramm monophyletische Gruppen vortäuschen kann, wo gar keine existieren. Wir haben uns der Mühe unterzogen, die Sequenzdaten STEDJES in unsere Analyse einzubauen (Abb. 52). Wie zu erwarten war,

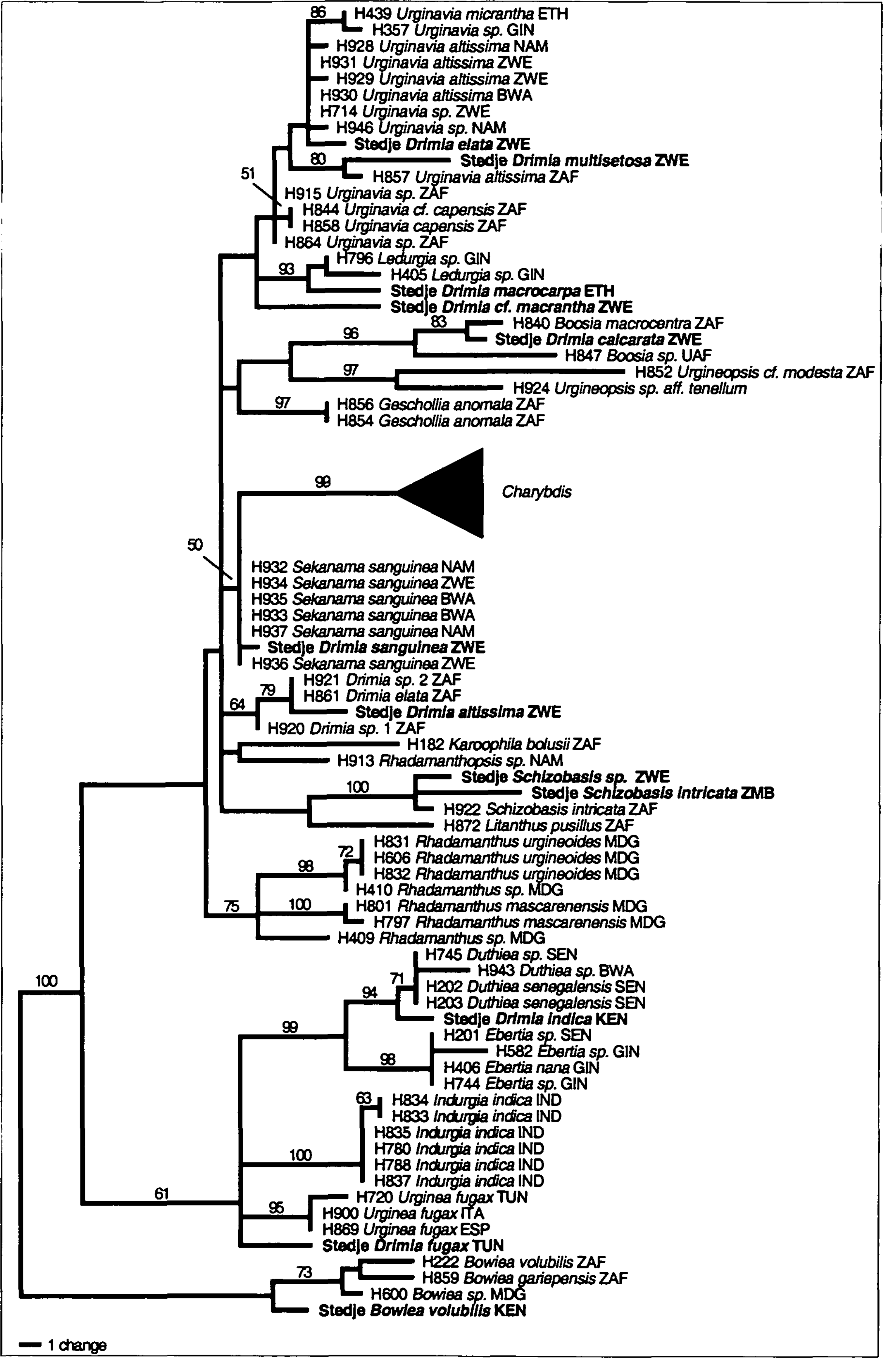


Abb. 52: Maximum-Parsimony-Tree der *Urgineoideae*-Verwandtschaft unter Einbeziehung von *trnL/F*-Daten aus STEDJE (2000). Die Länge der Äste ist proportional zur Anzahl der Nukleotidsubstitutionen gezeichnet. Bootstrap-Werte ≥ 50% sind oberhalb der Äste angegeben. Die Daten zeigen, dass eine weite Auffassung der Gattung *Drimia* unter Beibehaltung der Gattung *Schizobasis* zu einer polyphyletischen Gattung *Drimia* führt.

gliederten sich die Sequenzen relativ gut in die einzelnen Gattungen ein und ergaben keine Veränderungen in der Monophylie dieser Gruppen. Einzig die beiden Taxa *Drimia elata* und *D. altissima* stehen mit hohen Bootstrap-Werten (*Drimia elata* [PFOSSER & SPETA], *D. altissima* [STEDJE], 79%) genau in der jeweils anderen Gruppe. Hier sollte möglicherweise noch einmal die Artbestimmung überprüft werden, bzw. ob eine reziproke Vertauschung von Sequenzen vorliegt. Sequenzvertauschungen können bei einer großen Anzahl von sequenzierten Taxa natürlich nicht vollständig ausgeschlossen werden und kommen auch in anderen Analysen vor (PFOSSER & al. 2001, Manuskript eingereicht). Die kombinierte Analyse zeigt aber auch, dass bei Einbeziehung möglichst aller zur Verfügung stehender Taxa Gruppen, die sonst monophyletisch wären, polyphyletisch bzw. paraphyletisch im Kladogramm aufscheinen. Mit der Auswahl des Untersuchungsmaterials kann daher bei geringer Probenzahl das Ergebnis beeinflusst werden, was natürlich nicht im Sinne einer Objektivierung der Forschung ist. Die systematische Konsequenz aus der kombinierten Analyse kann nur heißen, entweder *Schizobasis* wird mit *Drimia* vereinigt, oder man akzeptiert mehrere kleinere Gattungen anstatt einer alles umfassenden Gattung *Drimia*.

Auch das System ist keine unkontrollierbare Spielwiese mehr, da anhand der DNA-Sequenzen recht interessante Einblicke in verwandtschaftliche Zusammenhänge möglich geworden sind. Innerhalb der *Hyacinthaceae* sind zweifelsfrei die Arten nördlich der Sahara am besten untersucht. In bestimmten Verwandtschaften sind deshalb die Gattungen bereits relativ gefestigt. Ihnen wird wohl oder übel auch der "Rest" der Arten angeglichen werden müssen, selbst jener südlich der Sahara! *Hyacinthus* und *Scilla* haben sich also als sehr heterogen herausgestellt, sie sind deshalb völlig zu Recht auf viele kleinere Gattungen aufgeteilt worden, die sich in den DNA-Kladogrammen bunt gemischt anordnen (PFOSSER & SPETA 1999). Bei den *Urgineoideae* liegen die Verhältnisse insoferne etwas anders, weil dort nur eine dominante Großgattung (vergleichsweise wie *Scilla* und *Hyacinthus*) vorgegeben war, nämlich *Urginea* STEINH., die als *Drimia* JACQ. zum wahren Monster wurde. Die einzelnen Gattungen wurden erst von JESSOP (1975: 85) aus der Diaspora in eine Tribus *Bowieae* HUTCH. zusammengeholt. SPETA (1998a, b) ging dann daran, in etwa gleichwertige Gattungen von *Drimia* s. l. abzuspalten.

Abgesehen davon, dass bei den *Hyacinthoideae* gelegentlich gespornte Brakteen auftreten, allerdings dort bei blaublütigen Arten, die bei den *Urgineoideae* nie vorkommen, sind sie bei der Meerzwiebelverwandtschaft ein Charakteristikum. Die manchmal Schwierigkeiten bereitende Trennung von *Urgineoideae* und *Ornithogaloideae* (STEDJE 1996) hat ihren Schrecken verloren, da etliche Merkmale gefunden wurden, die keine Zweifel mehr aufkommen lassen (SPETA 1998a; 1998b; 2001).

Eine schwere Geburt war die Trennung von *Urginea* s. str. und *Charybdis*. Nun zeigt das Kladogramm, dass sie unumgänglich notwendig war. Wiewohl wir im allgemeinen keine Revision auf Artniveau durchführen wollten, hat der Artikel von KRENN & al. (2001) und der gegebene Anlass, die Ausstellung "Pflanzen fürs Herz", nach einem Exempel verlangt. War noch vor 20 Jahren (SPETA 1980) die Unterteilung mit Hilfe der Chromosomenzahlen das Um und Auf, das eine umfassende Überprüfung der Bufadienolid-Muster im Gesamtareal der Meerzwiebel veranlasste (KRENN 1990, KRENN & al. 2001), so ist nun abermals ein Schritt zu einer vertieften Kenntnis der Differenzierung und Ausbreitung der einzelnen

Sippen der Meerzwiebel gelungen: Die DNA-Sequenzen haben zunächst keine besonders aufregenden Ergebnisse gebracht, die Mikrosatelliten allerdings erlaubten dann überraschende Einsichten, die eine Revision der Gattung *Charybdis* nun direkt herausforderten. In letzter Zeit ist mehrfach auf die Möglichkeit hingewiesen worden, mit schneller evolvierenden Mikrosatelliten aus dem Chloroplastengenom intra- und interspezifische Fragestellungen zu bearbeiten (WEISING & GARDNER 1999; PROVAN & al. 1999). Die so gewonnen Ergebnisse zeigen deutlich, dass im Mittelmeerraum mehrere Ploidiestufen auftreten, die aber nicht identisch mit phylogenetischen Verwandtschaftsgruppen sein müssen. Im wesentlichen können vier größere Gruppen, die sich ihrerseits wieder in mehrere Untergruppen aufteilen, unterschieden werden: eine westmediterrane Gruppe (C. *hesperia*), eine zentralmediterrane (C. *pancration*), eine nordafrikanische Gruppe (C. *undulata*) und eine Gruppe, die hauptsächlich in Nordafrika und ostmediterran (C. *numidica*, C. *aphylla*, C. *spp.*) verbreitet ist. Interessanterweise treten die jeweiligen diploiden Sippen im Norden Afrikas und im südlichen Mittelmeer auf (Marokko, Tunesien, Süditalien). Von C. *hesperia* ist uns bis jetzt noch keine diploide Sippe bekannt. Das Vorkommen der diploiden Sippen im westlichen Nordafrika deutet schon auf eine Besiedelung des Mediterranraumes von Westafrika aus hin. Zum Areal ihrer Schwestergattung *Sekanama*, die einen sehr charybdoiden Habitus aufweist, besteht aber möglicherweise keine direkte Verbindung mehr, da diese nur aus dem Süden Afrikas etwa bis Zimbabwe bekannt ist. Innerhalb der einzelnen Verwandtschaftsgruppen existieren verschiedene Ploidiestufen, wobei mögliche Hybridisierungstendenzen mit Allopolyploidiebildung in Zukunft stärkere Beachtung verdienen würden. Am deutlichsten ausgeprägt sind Hybridisierungstendenzen bei der Typusart des C. *maritima*-Aggregates die möglicherweise rein hybridogener Natur ist. Die C. *maritima*-Gruppe auf der iberischen Halbinsel und im angrenzenden Nordafrika ist hexaploid und gehört möglicherweise drei verschiendenen Verwandtschaftsgruppen an. Am weitesten verbreitet sind offensichtlich Hybriden aus C. *hesperia* und C. *numidica* (in den beiden reziproken Elterzusammensetzungen). Die molekularen Daten werden hier auch von den chemotaxonomischen Daten unterstützt, da für C. *hesperia* und die hexaploide C. *maritima* sehr ähnliche Bufadienolid-Zusammensetzungen gefunden wurden (KRENN & al. 2001). Die Zugehörigkeit der hexaploiden Aufsammlung im Nordosten Spaniens zur C. *pancration*-Verwandtschaft müsste noch durch weitere Funddaten erhärtet werden. Einschränkend muss allerdings betont werden, dass die Art der DNA-Marker, die in der vorliegenden Analyse verwendet wurden, noch keinen eindeutigen Schluss auf die beteiligten Partner bei Hybridisierungsvorgängen zulässt. Plastiden-DNA wird bei den meisten Pflanzen uniparental vererbt und lässt daher nur Aussagen über einen der beteiligten Kreuzungspartner zu; in der Regel ist das bei Angiospermen die mütterliche Linie (CORRIVEAU & COLEMAN 1988). Die vorliegende Studie kann daher nicht vollständig sein, sie zeigt aber Wege auf, die beschritten werden sollten: Nukleäre, kodominante DNA-Marker sind notwendig um die beteiligten Kreuzungspartner bei Hybridisierungen eindeutig identifizieren zu können. Weiters ist ersichtlich, dass die Probennahme aus den nordwestafrikanischen Gebieten noch lückenhaft ist. Es sind das jene Gebiete, in denen möglicherweise noch zusätzliche diploide Sippen zu erwarten wären (diploide C. *hesperia*-Sippen?). Immerhin scheint alles, was die Meerzwie-

bel und ihre Verwandtschaft betrifft, und bis vor kurzem noch auf sehr wackeligen Beinen stand, durch die modernen molekularen Techniken und ausgefeilten Methoden der Inhaltsstoffanalyse allmählich an Standfestigkeit zu gewinnen. Die Morphologie, das Esperanto der beschreibenden Botanik, ist gefordert, sich auf die neuen Erkenntnisse einzustellen.

Danksagung

Jede umfangreiche Publikation kann nur durch uneigennützige Hilfe entstehen: Für Überlassung lebender Zwiebeln danken wir Ass.-Prof. W. WETSCHNIG, Graz, Dr. Irma EBERT-BANGOURA, J. SIXTUS, dem Pharmakognostischen Institut der Universität Wien und jedem einzelnen in der Materialliste genannten Sammler. Dank gebührt auch den Mitarbeitern des Institutes für Botanik, Sonja UNGAR und Hanna WEISS, die noch während der Phase des Abfassens des Manuskriptes hilfreich eingesprungen sind, um letzte Proben zu analysieren. Pauschal möchten wir allen Kollegen danken, die uns beim Besorgen der Literatur und der oft schwer eruierbaren Zitate behilflich waren.

Literatur

BAKER J. G. (1870): *Ornithogalum acuminatum* (BAKER). — Saunders Ref. Bot.: t. 177.

BAKER J. G. (1871): A revision of the genera and species of herbaceous capsular gamophyllous *Liliaceae*. — J. Linn. Soc., Bot. (London) **11**: 349-436.

BAKER J. G. (1873): Revision of the genera and species of *Scilleae* and *Chlorogaleae*. — Linn. J. Bot. **13**: 209-292.

BAKER J. G. (1897): *Liliaceae*: In: Flora Capensis **6**: 436-470.

BAUHIN C. (1623): Pinax theatri botanici. — Basileae: L. Regis, 522 pp.

BRUYNS P. V. & VOSA C. G. (1987): Taxonomic and cytological notes on *Bowiea* HOOK f. and allied genera (*Liliaceae*). — Caryologia **40**: 287-297.

CHARIG A. J. (1973): Jurassic and Cretaceous dinosaurs. — In HALLAM A. (ed.), *Atlas of Paleobiogeography*, Elsevier Scientific, Amsterdam.

CHEN X., XU X., XU R., CHEN L. & J. QIAN (2000): Cytotoxicity of bufalin on human gastric cancer cell MGc-803 in vitro. — Zhongcaoyao **31**: 920-922.

COMPTON R. H. (1930): *Urgineopsis* R. H. COMPTON. — In: Bolu., Novitates Africanae. — J. Bot. **68**: 107.

CORRIVEAU J. L. & COLEMAN A. W. (1988): Rapid screening methods to detect potential biparental inheritance of plastid DNA and results of over 200 angiosperm species. — Am. J. Bot. **75**: 1443-1458.

DEB D. B. & DASGUPTA S. (1982): Generic status of *Urginea* STEINHEIL (*Liliaceae*). — J. Econ. Tax. Bot. **3**: 819–825.

DEB D. B. & DASGUPTA S. (1974): Revision of the genus *Urginea* STEINHILL [!] (*Liliaceae*) in India. — Bull. Bot. Surv. India **16**: 116–124.

DESFONTAINES R. L. (1798): Flora atlantica ... Band **2**, Paris, L. G. Desgranges.

DIETTRICH & LUCKNER (1992): *Bowiea*. — In: HAGERS Handbuch der Pharmazeutischen Praxis, 5. Aufl., Band **4** (Drogen A-D): 536-539.

DYER R. A. (1947): *Urginea epigaea* R. A. DYER. — Flowering Plants Afr. 26: t. 1027.

EL-GADI A. (1978): *Liliaceae*. In: JAFRI S. M. H. & EL-GADI A., Flora of Libya **57**: 1-81.

FEINBRUN-DOTHAN N. (1986): Flora Palestina 4. — Jerusalem: Israel Acad. Sci. & Humanities.

FITCH W. M. (1971): *Toward defining the course of* evolution: minimum change for a specific tree topology. — Systematic Zoology **20**: 406-416.

FRIIS I. & VOLLESEN K. (1999): *Drimia sudanica*, nom. nov. (*Hyacinthaceae*), a rare species of the Sudanian grasslands. — Nord. J. Bot. **19**: 209-212.

GENETICS COMPUTER GROUP (1994): Program manual for the Wisconsin package, Version 8.

GOLDBLATT P. & MANNING J. (2000): Cape plants. A conspectus of the Cape flora of South Africa. — Strelitzia **9**.

GUNN Mary & CODD L. E. (1981): Botanical exploration of southern Africa. An illustrated history of early botanical literature on the Cape flora. Biographical accounts of the leading plant collectors and their activities in southern Africa from the days of the East India Company until modern times. — Cape Town: A. A. Balkema. XIV, 400 pp.

HEGNAUER R. (1963): Chemotaxonomie der Pflanzen. Bd. **2**: Monocotyledoneae. Basel: Birkhäuser Verlag.

HEGNAUER R. (1986): Chemotaxonomie der Pflanzen. Bd **7**: Nachträge zu Band 1 und Band 2. — Basel, Boston & Stuttgart: Birkhäuser Verl. 804 pp.

HERENDEEN P. S. & CRANE P. R. (1995): The fossil history of the monocotyledons. — In RUDALL P. J., CRIBB P. J., CUTLER D. F. & HUMPHRIES C. J. (eds.), *Monocotyledons: Systematics and Evolution*, Whitstable Litho Printers Ltd., Whitstable, Kent.

HILLBRAND-GRILL F. & RIEDL-DORN CH. (1997): SCHOLL (SCHULL) (Johann) Georg. — Österr. Biogr. Lexikon 1815-1950, 52. Lfg.: 117.

HILLIARD O. M. & BURTT B. L. (1982): Notes on some plants of Southern Africa chiefly from Natal: IX. — Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh **40**: 247–298.

HILLIARD O. M. & BURTT B. L. (1985): Notes on some plants of Southern Africa chiefly from Natal: XI. — Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh **42**: 227–260.

Husemann Th. (1876): Über die Verbreitung der Herzgifte im Pflanzenreiche. — Arch. Pharmaz., 3. Reihe, **8**: 385-412.

Inada A., Nakanishl T., Nishino H., Ichiishi E., Mukainaka T., Okuda M. & Tokuda H. (1999): Inhibitory effects of bufadienolides on Epstein-Barr virus early antigen activation and on growth of mouse skin and mouse pulmonary tumors. — Nat. Med. (Tokyo) **53**: 324-328.

Irmisch Th. (1879): Die Wachsthumsverhältnisse von von *Bowiea volubilis* Hkr. fil. — Abh. Naturw. Ver. Bremen **6**: 433-440, t. V.

Jaarsveld E. J. van (1983): *Bowiea gariepensis*: A new *Bowiea* species (*Liliaceae*) from the north western Cape. — J. S. Afr. Bot. **49**: 434-346.

Jacquin N. J. (1786-1795): Icones plantarum rariorum. Vol. II. — Vindobonae: Ch. F. Wappler.

Jacquin N. J. (1797): Plantarum rariorum horti Caesarei Schoenbrunnensis I. — Vindobonae.

Jaretzky R. (1935): Untersuchungen über herzwirksame Pflanzen. — Arch. Pharmaz. & Ber. Deutsch. Pharmazeut. Ges. **273**: 334-348.

Jessop J. P. (1975): Studies in the bulbous *Liliaceae* in South Africa. 5. Seed surface characters and generic groupings. — J. S. Afr. Bot. **41**: 67-85.

Jessop J. P. (1977): Studies in the bulbous *Liliaceae* in South Africa: 7. The taxonomy of *Drimia* and certain allied genera. — J. S. Afr. Bot. **43**: 265-319.

Jordan A. & Fourreau J. (1866-68): Icones ad Floram Europae — Novo Fundamento Instaurandam Spectantes. -. Lyon: Louis Perrin.

Jury St. L. (1995): *Urginea undulata*. — New Plantsman **2**: 152-155.

Katz (1950): 184: Über die Glycoside von *Bowiea volubilis* Harvey. 1. Mitteilung. — Helv. Chim. Acta **33**: 1420-1428.

Katz (1953): 169: Über die Glycoside von *Bowiea volubilis* Harvey. 2. Mitteilung. — Helv. Chim. Acta **36**: 1344-1352.

Katz (1954): Über die Glykoside von *Bowiea kilimandscharica* Mildbr. Glykoside und Aglykone. 137. Mitteilung. — Pharmac. Acta Helv. **29**: 369-378.

Ker-Gawler (1808): *Albuca fugax*. — Bot. Reg. **4**: t. 311.

Ker-Gawler (1818): *Drimia altissima*. — Curtis Bot. Mag. **27**: t. 1074.

Koenen E. v. (1996): Heil-, Gift- und eßbare Pflanzen in Namibia. 2. Aufl. — Göttingen: K. Hess Verl.

Krause (1930): *Liliaceae*. – In: Engler A. (Ed.), Die natürlichen Pflanzenfamilien ..., 2. Aufl., 15a: 227–386.

Krenn Lieselotte (1990): Über die Bufadienolide des *Urginea maritima* Aggregates. — Diss. Univ. Wien.

Krenn L. (1994): *Urginea*. In: Hagers Handbuch der pharmazeutischen Praxis, Hsg. F.v. Bruchhausen, 5. Aufl., 6: 1030–1050.

Krenn L., Kopp B., Bamberger M., Brustmann E. & Kubelka W. (1993): Bufadienolides and a steroidal sapogenin from *Urginea sanguinea* (*Hyacinthaceae*). — Nat. Prod. Letters **3**/2: 139-143.

Krenn L., Kopp B., Speta F. & Kubelka W. (2001): Chemotaxonomische Untersuchung der Gattung *Charybdis* Speta (*Urgineoideae*, *Hyacinthaceae*) Stapfia **75**: 101-120.

Krenn L., Stapf V. & Kopp B. (1991): Bufadienolide aus *Drimia robusta* Bak. — Sci. Pharm. **59/1**: 32.

Kurosawa M., Tani Y., Numazawa S. & Yoshida T. (2000): The mechanism of induction of THP-1 cell differentiation by bufalin, a potent Na+,K+-ATPase inhibitor. — Int. Congr. Ser. **1208**: 35-37.

Lichti H. & Wartburg A. v. (1960): Glykoside aus *Urginea altissima* Baker. — Helv. Chim. Acta **43**: 1666-1681.

Linné C. (1753): Species plantarum. — Holmiae: L. Salvii.

Linné C. (1754): Genera plantarum Ed. IV. — Holmiae: L. Salvii.

Maddison W. P. & D. R. Maddison (1992): MacClade: Analysis of phylogeny and character evolution. Version 3.0. Sinauer.

Maire R. (1958): Flore de l'Afrique du Nord. Vol. V. *Monocotyledonae*: *Liliales*: *Liliaceae*. — Encycl. Biol. **54**.

Maire R. (1982): Flore de l' Afrique du Nord **5**. — Paris: Lechevalier.

Medicus F. C. (1791): Ueber Linnes Hyacinthen Gattung. — Ann. Bot. (Usteri) **2**: 5-20.

Meikle R. D. (1985): Flora of Cyprus. 2. — Kew.

Mettler C. C. (1947): History of Medicine. — Philadelphia and Toronto: The Blakiston Company.

Nordenstam B. (1970): Studies in South African *Liliaceae*. III. The genus *Rhadamanthus*. — Bot. Not. **123**: 155-182.

Obermeyer A. (1980): A new subgenus *Rhadamanthopsis* and two new species of *Rhadamanthus*. — Bothalia **13**: 137-139.

Oyewole S. O. (1989): A new species of *Urginea* (*Liliaceae*) in Nigeria. — Ann. Missouri Bot. Gard. **76**: 623-625.

Pfosser M. & Speta F. (1999): Phylogenetics of *Hyacinthaceae* based on plastid DNA sequences. — Ann. Missouri Bot. Gard. **86**: 852-875.

Pfosser M. F. & Speta F. (2001): The Tree of Life: *Hyacinthaceae*. Internet publication, http://Ag.Arizona.Edu/tree/life.html

Pignatti S. (1982): Flora d'Italia 3.

Provan J., Russell J. R., Booth A. & Powell W. (1999): Polymorphic chloroplast simple sequence repeat primers for systematic and population studies in the genus Hordeum. — Molecular Ecology **8**: 505-511.

Rafinesque C. S. (1837): Flora telluriana. — Philadelphia.

Raven P. H. & Axelrod D. I. (1974): Angiosperm biogeography and past continental movements. — Ann. Missouri Bot. Gard. **61**: 539-673.

Rees R., Schindler O. & Reichstein T. (1959): 107. Teilsynthese von Hellebrigenin-b-D-glucosid-<1,5> und Hellebrigenol-b-D-glucosid-<1,5>, sowie Nachweis dieser zwei Glykoside in den Zwiebeln von *Urginea depressa* Baker. — Helv. Chim. Acta. **42**: 1052-1065.

Reid C., Müller-Doblies D. & Müller-Doblies Ute (1990): *Bowiea gariepensis*. — Flowering Plants S. Afrika **51**: t. 2007 + 4 pp.

Ruiz Rejon M., Fernandez Piqueras J. & Oliver Jimenez J. L. (1978): Numeros cromosomicos para la flora Espanola. Numero 71. — Lagascalia **8**: 118-120, XI.

SALISBURY R. A. (1866): The genera of plants. — London. J. V. Voorst.

SCHEERMESSER F. (1936): Untersuchungen über das Vorkommen von herzwirksamen Glykosiden in der Familie der Liliaceen unter besonderer Berücksichtigung von *Bowèa volubilis* — Diss. Techn. Hochschule Braunschweig. 32pp., 11pp. Tabellen.

SPETA F. (1979): Karyological investigations in *Scilla* in regard to their importance for taxonomy. — Webbia **34**: 419-431.

SPETA F. (1980): Karyosystematik, Kultur und Verwendung der Meerzwiebel (*Urginea* STEINH., *Liliaceae* s. l.). — Linzer biol. Beitr. **12**: 193-238.

SPETA F. (1998a): Systematische Analyse der Gattung *Scilla* L. s. l. (*Hyacinthaceae*). — Phyton (Horn) **38**: 1-141.

SPETA F. (1998b): *Hyacinthaceae*. — In: KUBITZKI K. (Ed.), The families and genera of vascular plants **3**: 261-285.

STEDJE B. & NORDAL I. (1987): Cytogeographical studies of *Hyacinthaceae* in Africa south of the Sahara. — Nord. J. Bot. **7**: 53-65.

STEDJE B. (1987): A revision of the genus *Drimia* (*Hyacinthaceae*) in East Africa. — Nord. J. Bot. **7**: 655-666.

STEDJE B. (1996): Flora of Tropical East Asia. *Hyacinthaceae*. — Rotterdam: A. A. Balkema. 32 pp.

STEDJE B. (2000): The evolutionary relationship of the genera *Drimia*, *Thuranthos*, *Bowiea* and *Schizobasis* discussed in the light of morphology and chloroplast DNA sequence data. — In: WILSON K. L. & MORRISON D. A., Monocots II, Systematics & Evolution: 414-417.

STEINHEIL A. (1834a): Observations sur quelques espèces de Scilles qui croissent en Barbarie. — Ann. Sci. Nat., *sér.* 2, Bot. **1**: 99-108, t. 4.

STEINHEIL A. (1834b): Note sur le genre *Urginea* nouvellement formé dans la famille des Liliacées. — Ann. Sci. Nat., sér. 2, Bot. **1**: 321-332, t. 14.

STEINHEIL A. (1836): Quelques observations relatives aux genres *Squilla* et *Urginea*. — Deux genres à établir dans la famille des Liliacées et description d' une espèce nouvelle. — Ann. Sci. Nat., sér. 2, Bot. **6**: 272-286.

STOLL A. (1951): Bemerkungen zu den "Vorschlägen zur Nomenklatur der Steroide". — Helv. Chimica Acta **34**: 2141-2142.

STOLL A., HOFMANN A. & HELFENSTEIN A. (1935): Cardiac glucosides. IX. Identity of alpha-scillanic acid with allocholanic acid. — Helv. Chimica Acta **18**: 644-59.

SWOFFORD D. L. (1998): PAUP: Phylogenetic analysis using parsimony, version 4.0b2. Champaign: Computer program distributed by the Natural History Survey.

TANG J. (1998): Revision der südafrikanischen Gattung *Physodia* (*Hyacinthaceae*). — Diss. Techn. Univ. Berlin.

TOURNEFORT J. P. DE (1694): Élémens de botanique. — Paris.

TSCHESCHE R. & OFFE H. A. (1936): Toad poisons. II. Cino- and marino-bufagin. — Ber. **69B**: 2361-2367.

VAHRMEIJER J. (1981): Poisonous plants of southern Africa that cause stock losses. — Cape Town: Tafelberg Publishers Limited.

WEISING K. & GARDNER R. C. (1999): A set of conserved PCR primers for the analysis of simple sequence repeat polymorphisms in chloroplast genomes of dicotyledonous angiosperms. —Genome **42**: 9-19.

WIELAND H. & WEIL J. F.(1913): Über das Krötengift. - Berichte d. Deutschen Chemischen Gesellschaft **46**: 3315-3327.

WIELAND H., HESSE G. & HÜTTEL R. (1936): Toad poisons. IX. Further considerations of constitutional problems. — Annalen d. Chemie **524**: 203-22.

WIELAND H., HESSE G. & MEYER H. (1932): Toad poisons. VI. Degradation of bufotalin to a cholanic acid. — Annalen d. Chemie **493**: 272-280.

WIGHT (1853): Icones Plantarum Indiae Orientalis **6**.

WILLIAMS R. (2000): *Hyacinthaceae* (*Liliidae-Asparagales*). — In: O. A. LEISTNER (Ed.), Seed plants of southern Africa: families and genera. — Strelitzia **10**: 610-619.

WRIGHT C. H. (1916): XLII. — Diagnoses Africanae: LXIX. 1608. *Thuranthos*, C. H. WRIGHT [*Liliaceae Scilleae*]. — Bull. Misc. Inform. 1916: 233-234.

WYK VAN B.-E., & GERICKE E. (2000): People' s plants. A guide to useful plants of southern Africa. — Pretoria: Briza Publ.

WYK VAN B.-E., OUDTSHOORN VAN B. & GERICKE N. (2000): Medicinal plants of South Africa. — Pretoria: Briza Publ.

ZOLLER & TAMM (1953): 215. Die Konstitution des Transvaalins. Glycoside und Aglycone, 120. Mitteilung. — Helv. Chim. Acta **36**: 1744-1756.

Anschriften der Verfasser:

Dr. Martin PFOSSER
Institut für Botanik und
Botanischer Garten
Universität Wien
Rennweg 14
A-1030 Wien
Austria

Univ.-Doz. Dr. Franz SPETA
Biologiezentrum des
Oö. Landesmuseums
J.-W.-Klein-Strasse 73
A-4040 Linz
Austria

Appendix 1

3500 Jahre Behandlung des Herzens – der medizinische Papyrus EBERS (ca. 1600 B. C.)

Schenkt man verschiedenen Übersetzungen altägyptischer Schriften Glauben, so zählt die Meerzwiebel zu den ältesten verwendeten Heilmitteln. Tatsächlich beziehen sich die verläßlichsten Angaben zur Verwendung der Meerzwiebel, die bei den Ägyptern poetisch „Typhons Auge" genannt wurde, allerdings auf sehr viel spätere Schriften griechischen oder römischen Ursprungs (Zitate bei FIGALA 1972, WOENIG 1886). Demnach diente die Meerzwiebel aufgrund ihrer harntreibenden Wirkung unter anderem als probates Mittel gegen die Wassersucht. Die alten Ägypter haben also die medizinische Wirkung der in der Meerzwiebel enthaltenen Inhaltsstoffe sehr wohl richtig erkannt und es soll ihrer Heilkraft zu Ehren sogar ein Tempel in Pelusium errichtet worden sein. Über ihre Verwendung schreibt etwa PLINIUS (XX, 39): „Man nimmt die äußeren trockenen Schalen ab, schneidet den übrigen saftigen Teil in Stücke und hängt sie in mäßiger Entfernung an Fäden auf. Wenn sie trocken sind, werden sie hängend in ein Gefäß, das mit scharfem Essig gefüllt ist, eingetaucht, ohne das Gefäß zu berühren. Dies geschieht 48 Tage vor der Sonnenwende. Dann wird das Gefäß mit Gips verschlossen und unter ein Ziegeldach gesetzt, das den ganzen Tag von der Sonne beschienen wird. Nach der genannten Zahl von Tagen nimmt man das Gefäß von der Stelle, nimmt die Meerzwiebeln heraus und filtriert den Essig." Anschließend erfolgt eine Aufzählung der Krankheiten, gegen welche die Meerzwiebel mit Nutzen zu gebrauchen ist, wie z. B. gegen Augenkrankheiten, Wassersucht, Milzkrankheiten, Magenbeschwerden, Zahnweh, Schlangenbiss, u.s.w.

In Zusammenhang mit der Verwendung der Meerzwiebel im Alten Ägypten wird immer wieder der in hieratischer Schrift abgefasste Papyrus EBERS (ca. 1600 B.C.) zitiert (FIGALA 1972). Der Papyrus EBERS stellt zweifellos auf Grund der in ihm enthaltenen umfangreichen Information aus vielen verschiedenen medizinischen Bereichen eine der wichtigsten Quellen altägyptischer Medizin dar. Er wurde 1873 vom Ägyptologen Georg EBERS in Luxor erstanden und erschien bereits 10 Jahre später als aufwendige Facsimile-Edition (Abb. 1) mit einer Analyse des Inhalts und einem Glossar von L. STERN (EBERS 1875).

Sieht man sich allerdings die Originalarbeiten an, so kann in keiner der gängigen Übersetzungen ein eindeutiger Hinweis auf die Meerzwiebel entdeckt werden. Die erste vollständige Übersetzung wurde 1890 von H. JOACHIM (Joachim 1890) versucht, die allerdings im Licht des heutigen Kenntnisstandes über einen Versuch nicht hinauskam. Auch die Übersetzung von EBBELL (1937) blieb nicht unwidersprochen (GRAPOW 1954-1963).

Bereits in der ersten Übersetzung von JOACHIM kommt zwar die Bezeichnung Zwiebel in 81 Verweisen vor und es wird auch zwischen „normalen" bzw. „grünen" (frischen?) Zwiebeln unterschieden, welche botanischen Arten sich allerdings hinter diesen Bezeichnungen verstecken bleibt ungewiß.

Auch aus einem Vergleich der zehn bekannten medizinischen Papyri: 1. Gynäkologischer Papyrus KAHUN (um 1900 v. Chr.); 2. Papyrus Edwin SMITH (um 1600 v. Chr.); 3. Papyrus EBERS (um 1600 v. Chr.); 4. Papyrus HEARST (um 1600 v. Chr.); 5. Papyrus BERLIN 3027 (um 1500 v. Chr.); 6.

Papyrus LONDON (um 1350 v. Chr.); 7. Papyrus BERLIN 3038 (um 1300 v. Chr.); 8. Papyrus Chester BEATTY Nr. VI (um 1300 v. Chr.); 9. Papyrus CARLSBERG Nr. VIII (um 1200 v. Chr.); 10. Tierärztlicher Papyrus KAHUN (um 1900 v. Chr.) kann nicht direkt auf die Verwendung der Meerzwiebel in der ägyptischen Medizin geschlossen werden (GERMER 1979, GRAPOW 1954-1963). Vielmehr beschränkt sich die Zuordnung von konkreten Pflanzennamen zu den verwendeten Drogenbezeichnungen auf Deutungsversuche und Hypothesen, die zum größten Teil in Sekundärliteratur wie medizinhistorischen Werken als Fakten eingegangen sind, und muss nach naturwissenschaftlichen Gesichtspunkten kritisch hinterfragt werden. GERMER (1979) gibt aus dem Vergleich der 10 bekannten medizinischen Papyri nur 31 Pflanzen an, die als wirklich bekannt angesehen werden können: *Allium porrum* L. (Porree), *Vigna sinensis* L. (Langbohne), *Anethum graveolens* L. (DILL), *Punica granatum* L. (Granatapfelbaum), *Vitis vinifera* L. (Wein), *Tamarix nilotica* EHRBG. (Tamariske), *Hordeum sp.* (Gerste), eine Konifere, *Juniperus sp.* (Wacholder), *Cyperus esculentus* L. (Erdmandel), *Phoenix dactylifera* L. (Dattelpalme), *Triticum dicoccum* L. (Emmer), *Apium graveolens* L. (Sellerie), *Linum usitatissimum* L. (Lein), *Cyperus papyrus* L. (Papyrus), *Zizyphus spina Christi* WILLD. (Christdorn), *Ficus sycamorus* L. (Sykamorenfeige), *Ceratonia siliqua* L. (Johannisbrotbaum), *Dahlberia melanoxylon* GUILL. & PERR. (Afrikanisches Ebenholz), *Allium cepa* L. (Zwiebel), *Nymphea lotus* L. bzw. *N. coerulea* SAVIG. (Seerose), *Mimusops schimperi* HOCHST. (Perseabaum), *Acacia nilotica* DEL. (Dornakazie), *Cucumis melo* L. (Melone), *Cuminum cymium* L. (Kreuzkümmel), *Salix safsaf* FORSK. (Ägyptische Weide), *Ricinus communis* L. (Rizinus), *Ficus carica* (Feige), sowie folgende Drogen: Harz



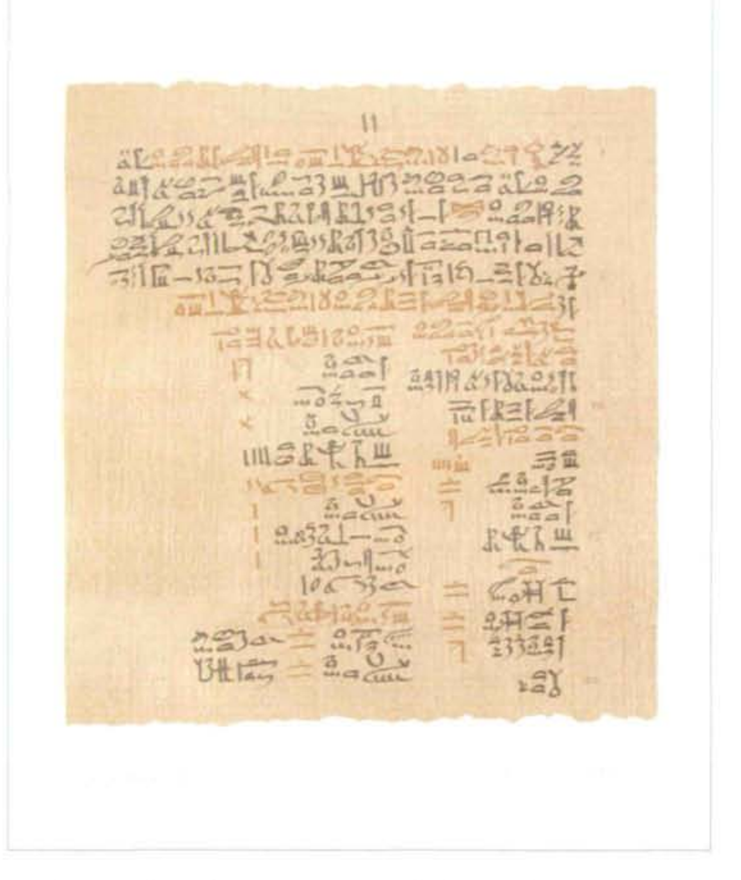


Abb. 1.
Die ersten beiden Tafeln aus der Faksimile-Edition des medizinischen Papyrus EBERS (I. Einleitung, II. Beginn des Buches von den Arzneien).

von *Commiphora sp.* (Myrrhe), Öl von *Moringa aptera* GAERTN. (Behenöl), Harz von *Boswellia sp.* (Weihrauch). Zusätzlich zu diesen 31 bekannten Drogenpflanzen kommen 87 häufig genannte unbekannte pflanzliche Drogen, 18 selten verordnete und 58 nur in je einem Rezept angeführte pflanzliche Drogen in den genannten Papyri vor.



Abb. 2: Jene Stelle aus dem Papyrus EBERS (z. B. Eb 302), die von EBBEL (1937) mit „ödematöse Anschwellung, Wassersucht" übersetzt wurde (GRAPOW 1954-1963).

Auch für die Verwendung einer dieser pflanzlichen Drogen als Mittel gegen die wichtigste therapeutische Indikation der Meerzwiebel als Mittel gegen die Wassersucht läßt sich im Papyrus EBERS selbst kein Anhaltspunkt finden. Zwar übersetzte EBBELS (1937) den altägyptischen Ausdruck *(dhr.t)*³ mit Wassersucht, aber weder in den gängigen Lexika (z. B. HANNIG 1995) noch in der 8-bändigen Analyse des Papyrus EBERS von GRAPOW (1954-1963) ist diese Interpretation akzeptiert worden (Abb. 2).

Unwidersprochen ist allerdings die Bedeutung des Papyrus EBERS als wichtige Quelle für das Verständnis des medizinischen Wissens im Alten Ägypten. Dabei ist auch dem Herzen und dem Gefäßsystem ein umfangreiches Kapitel gewidmet:

Tafel XCIX-CIII: „Der Beginn des Geheimbuches des Arztes, die Kenntnis vom Gang des Herzens und die Kenntnis vom Herzen." (JOACHIM 1890: p.180-187), wobei allerdings die Vermutung der Ägypter, dass von den Gefäßen, die vom Herzen kommen eine direkte Verbindung zu den Ausscheidungsorganen besteht, nicht mehr ganz unseren heutigen Vorstellungen entspricht. Nichts desto weniger scheint der Papyrus EBERS aber auch heute noch immer aktuell zu sein, wie eine einfache Internet-Abfrage vermuten läßt, die mehr als 1700 Einträge unter dem Stichwort „Papyrus EBERS" ergab. Vor allem so wichtige Rezepte wie Haarwuchsmittel oder Kosmetikartikel sowie esoterische Beweggründe dürften für die heutige Popularität des Papyrus EBERS ausschlaggebend sein. M.F. P.

Literatur

EBBELL B. (1937): The Papyros EBERS. The greatest Egyptian Medical Document. (Transl. by EBBELL B.). Levin & Munksgaard, Copenhagen.

EBERS G. (1875): Papyros EBERS. Das hermetische Buch über die Arzneimittel der alten Aegypter in hieratischer Schrift. – Wilhelm ENGELMANN, Leipzig.

FIGALA K. (1972): Wandlungen des Arzneibegriffs. Die Meerzwiebel als Heilmittel von der Antike bis heute. – Veröff. Forschungsinst. Deutschen Mus. Geschichte Naturwiss. Techn. A, Kleine Mitt. **117**: 8 pp.

GERMER R. (1979): Untersuchung über Arzneimittelpflanzen im Alten Ägypten. – Dissertation, Hamburg, 400 pp.

GRAPOW H. (1954-1963): Grundriss der Medizin der Alten Ägypter. Band I-VIII. – Akademie Verlag, Berlin.

HANNIG R. (1995): Großes Handwörterbuch Ägyptisch-Deutsch 2800-950 v. Chr. Ph. von Zabern, Mainz

JOACHIM H. (1890): Papyros EBERS. Das älteste Buch über Heilkunde. – Georg REIMER, Berlin.

WOENIG F. (1886): Die Pflanzen im alten Ägypten. – Wilhelm FRIEDRICH, Leipzig.

Appendix 2

Appendix - Liste der untersuchten Taxa

ID	Species	Collector/Voucher	Locality		Publication
H840	*Boosia macrocentra* (BAKER) SPETA	W. Wetschnig s. n.	ZAF	S Africa: E of Bardy Pass, A.Batton, 1989,	this paper
H847	*Boosia sp.*	W. Wetschnig s. n.	ZAF	S Africa: Cape Province: S-coast, about 20 km S of Swellendam, about 16 km S of road N2, besides road to Cape Infanta; c. 160 m;	this paper
H859	*Bowiea gariepensis* JAARSVELD	Van Jaarsveld s. n.	ZAF	S Africa	this paper
H600	*Bowiea sp.*	M.F. Pfosser H600	MDG	Madagascar: Antananarivo, Ivato, cult. at Plantes Rares close to airport (FO 02)	this paper
	Bowiea volubilis HARV. ex HOOK. F.	Nordal 899	KEN	Kenya: Narok Distr., 15 km NW of Keekorok	Stedje, 2000
H222	*Bowiea volubilis* HARV. ex HOOK. F.	Coll. HBV H222	ZAF	S Africa, cult. B. G. Vienna	Pfosser and Speta, 1999
H743	*Charybdis aphylla* (FORSKÅL) SPETA	W. Gutermann s. n.	GRC	Greece: Rhodos	this paper
H747	*Charybdis aphylla* (FORSKÅL) SPETA	F. Speta H747	GRC	Greece: Simi, monastery Panormitis, 5 m	this paper
H753	*Charybdis aphylla* (FORSKÅL) SPETA	Coll. I. Pharmakog. H753	LBN	Lebanon: Chouf Mountains close to Beit ed Dine	this paper
H754	*Charybdis aphylla* (FORSKÅL) SPETA	Coll. I. Pharmakog. H754	TUR	Turkey: Baba Adasi	this paper
H755	*Charybdis aphylla* (FORSKÅL) SPETA	Coll. I. Pharmakog. H755	ISR	Israel: See Genezareth	this paper
H757	*Charybdis aphylla* (FORSKÅL) SPETA	F. Speta H757	GRC	Greece: Rhodos City	this paper
H758	*Charybdis aphylla* (FORSKÅL) SPETA	F. Speta H758	GRC	Greece: Mitilini	this paper
H765	*Charybdis aphylla* (FORSKÅL) SPETA	Coll. I. Pharmakog. H765	LBN	Lebanon: 20 km S of Sidon	this paper
H776	*Charybdis aphylla* (FORSKÅL) SPETA	Coll. I. Pharmakog. H776	CYP	Cyprus: Larnaka	this paper
H778	*Charybdis aphylla* (FORSKÅL) SPETA	Coll. I. Pharmakog. H778	JOR	Jordan: Aqaba	this paper
H820	*Charybdis aphylla* (FORSKÅL) SPETA	Coll. I. Pharmakog.	EGY	Egypt: El Arish	this paper
H826	*Charybdis aphylla* (FORSKÅL) SPETA	Coll. I. Pharmakog. H826	TUR	Turkey: Gürece	this paper
H878	*Charybdis aphylla* (FORSKÅL) SPETA	K. Strauss H878	JOR	Jordan: Aqaba, Wadi Rum	this paper
H069	*Charybdis hesperia* (WEBB & BERTH.) SPETA	G. Skala H069	ESP	Spain: Fuerteventura, Betancuria, 500 m	Pfosser and Speta, 1999
H764	*Charybdis hesperia* (WEBB & BERTH) SPETA	Coll. I. Pharmakog. H764	ESP	Spain: Teneriffa	this paper
H774	*Charybdis hesperia* (WEBB & BERTH) SPETA	G. Orelt H774	ESP	Spain: Gran Canaria	this paper
H822	*Charybdis hesperia* (WEBB & BERTH) SPETA	T. Raus H822	MAR	Morocco: Ibn Qarrich-Zinad, betw. Tetyan and Chaowen	this paper
H874	*Charybdis hesperia* (WEBB & BERTH) SPETA	Coll. M. Boscaiu	ESP	Spain: Canary Islands	this paper
H321	*Charybdis maritima* (L.) SPETA sensu lato	Hengsberger H321	ESP	Spain: Prov. Almeria, Cabo de Gata, coast near Almeria 30-40 m from the sea, sea level	this paper
H898	*Charybdis maritima* (L.) SPETA sensu lato	Coll. M. Boscaiu	DZA	Algeria: Oran	this paper
H901	*Charybdis maritima* (L.) SPETA sensu lato	Coll. M. Boscaiu	ESP	Spain: Almeria	this paper
H319	*Charybdis maritima* (L.) SPETA sensu stricto	F. Speta H319	ESP	Spain: central Spain, Prov. Madrid	Pfosser and Speta, 1999
H819	*Charybdis maritima* (L.) SPETA sensu stricto	Coll. I. Pharmakog. H819	ESP	Spain: Finca La Pillila, Avila, Piedralaves	this paper
H850	*Charybdis maritima* (L.) SPETA sensu stricto	T. Raus 20803	PRT	Portugal: Prov. Beira Baixa: Castelo Branco, Ladoeiro, close to river Ponsul 180 m	this paper
H851	*Charybdis maritima* (L.) SPETA sensu stricto	T. Raus 20751	ESP	Spain: Prov. Badajoz: Merida, Proserpina-See, 420 m	this paper
H871	*Charybdis maritima* (L.) SPETA sensu stricto	Coll. I. Pharmakog. H871	ESP	Spain: Prov. Madrid, Piedralaves	this paper

Appendix - Liste der untersuchten Taxa

ID	Species	Collector/Voucher	Locality		Publication
H897	*Charybdis maritima* (L.) Speta sensu stricto	Coll. M. Boscaiu	ESP	Spain: Alicante, Cabo de San Antonio	this paper
H750	*Charybdis numidica* (Jord. & Fourr.) Speta	Coll. I. Pharmakog.	GRC	Greece: Kefallinia, Agrostoli Valley	this paper
H760	*Charybdis numidica* (Jord. & Fourr.) Speta	Coll. I. Pharmakog. H760	GRC	Greece: Kefallinia, Maris Jalos Bay	this paper
H763	*Charybdis numidica* (Jord. & Fourr.) Speta	Coll. I. Pharmakog. H763	GRC	Greece: Levkas, Porto Kaziki	this paper
H868	*Charybdis numidica* (Jord. & Fourr.) Speta	M.F. Pfosser & F. Speta H868	ESP	Spain: Ibiza, close to Portinatx beside main road, 120 m	this paper
H870	*Charybdis numidica* (Jord. & Fourr.) Speta	W. Weitzbauer	TUN	Tunisia: Ain Draham	this paper
H310	*Charybdis pancration* (Steinh.) Speta	Coll. I. Pharmakog. H310	ITA	Italy: Bari, Prov. Puglia	this paper
H723	*Charybdis pancration* (Steinh.) Speta	F. Speta	ITA	Italy: Calabria, Squillace	this paper
H738	*Charybdis pancration* (Steinh.) Speta	E. Birk	ESP	Spain: Prov. Gerona, Costa Brava, Rio Tordera close to Blanes	this paper
H759	*Charybdis pancration* (Steinh.) Speta	F. Grims H759	ITA	Italy: Calabria, Frascineto, 500 m	this paper
H769	*Charybdis pancration* (Steinh.) Speta	Licht H769	ITA	Italy: Prov. Puglia, Gargano 128b	this paper
H772	*Charybdis pancration* (Steinh.) Speta	Coll. I. Pharmakog. H772	MLT	Malta: Gozo, Xlendi	this paper
H846	*Charybdis pancration* (Steinh.) Speta	H. Pittoni	TUN	Tunisia: Djerba	this paper
H737	*Charybdis sp. 1*	R. Karl	GRC	Greece: 10 km NE of Igoumenitsa	this paper
H766	*Charybdis sp. 1*	Coll. I. Pharmakog.	GRC	Greece: Zakynthos, Katastari	this paper
H823	*Charybdis sp. 1*	Coll. I. Pharmakog. H823	ALB	Albania: Lukova close to Xamil	this paper
H827	*Charybdis sp. 1*	Coll. I. Pharmakog.	GRC	Greece: Zakynthos, Ag. Nikolaos	this paper
H828	*Charybdis sp. 2*	Helmhardt H828	ITA	Italy: Sardegna, Costa Rei SO Sardinia	this paper
H876	*Charybdis sp. 2*	F. Ehrendorfer H876	MAR	Morocco: Tetouan	
H877	*Charybdis sp. 2*	E. Vitek	ESP	Spain: Menorca, Costa del Sur, W Cala Trebelúger, 60 m	this paper
H899	*Charybdis sp. 2*	Coll. M. Boscaiu	ESP	Spain: Mallorca	this paper
H311	*Charybdis sp. 3*	Coll. I. Pharmakog.	TUR	Turkey: Marmaris	this paper
H742	*Charybdis sp. 3*	E. Sauer	TUR	Turkey: Peninsula Cesme, Mordogan, 480-550 m	this paper
H752	*Charybdis sp. 3*	Coll. I. Pharmakog.	TUR	Turkey: Manavgat	this paper
H761	*Charybdis sp. 3*	Coll. I. Pharmakog. H761	TUR	Turkey: Kadirga Burun	this paper
H767	*Charybdis sp. 3*	Coll. I. Pharmakog.	GRC	Greece: Kos	this paper
H003	*Charybdis sp. 4*	S. Weigl H003	GRC	Greece: Crete, Moni Gouvernetou	Pfosser and Speta, 1999
H749	*Charybdis sp. 4*	Coll. I. Pharmakog. H749	GRC	Greece: Naxos	this paper
H751	*Charybdis sp. 4*	R. Steinwendtner H751	GRC	Greece: Kithira	this paper
H762	*Charybdis sp. 4*	U. Brosch H762	GRC	Greece: Thira, Ora	this paper
H768	*Charybdis sp. 4*	P. Prack H768	GRC	Greece: Peloponnes, Taygetos bei Stoupa	this paper
H848	*Charybdis sp. 4*	T. Raus 11979	GRC	Greece: Thirasia, Nomos Kikladon, Phrygana	this paper
H849	*Charybdis sp. 4*	T. Raus & Sipman 23630	GRC	Greece: Paros, Nomos Kikladon, Marmara	this paper
H875	*Charybdis sp. 4*	Coll. HBV	GRC	Greece: Mikonos	this paper
H454	*Charybdis undulata* (Desf.) Speta	H. Teppner H454	TUN	Tunisia: Hammamet	Pfosser and Speta, 1999

Appendix - Liste der untersuchten Taxa

ID	Species	Collector/Voucher	Locality		Publication
H493	*Charybdis undulata* (DESF.) SPETA	N. N.	ITA	Italy: Sardegna (cult. B. G. Padova)	Pfosser and Speta, 1999
H536	*Charybdis undulata* (DESF.) SPETA	J. Sixtus s. n.	TUN	Tunisia: Mountain close to Zaghouane	this paper
H721	*Charybdis undulata* (DESF.) SPETA	H. Teppner s. n.	TUN	Tunisia: Hammamet	this paper
H873	*Charybdis undulata* (DESF.) SPETA	Coll. M. Boscaiu	ITA	Italy: Sardegna, Pula, Rio Longuvresu	this paper
	Drimia altissima (L. F.) SPETA	I. Nordal 2302	ZWE	Zimbabwe: 40 km NE of Gokwe	Stedje, 1998
	Drimia calcarata (BAKER) STEDJE	B. Stedje Stedje 94/64	ZWE	Zimbabwe: Chimanimani Distr., Bundi valley	Stedje, 2000
	Drimia cf. macrantha (BAKER) BAKER	B. Stedje 94/49	ZWE	Zimbabwe: Harare Distr., Groombridge vlei	Stedje 2000
	Drimia elata JACQ.	I. Nordal 2501	ZWE	Zimbabwe: 19 km E of Chevy	Stedje 1998
H861	*Drimia elata* JACQ.	E. v. Jaarsveld s. n.	ZAF	E.v.Jaarsveld, 662/66	this paper
	Drimia fugax (MORIS) STEARN	I. Nordal 2517	TUN	Tunisia: Cap Serrat (ex. Bot. Garden Catania)	Stedje 2000
	Drimia indica (ROXB.) JESSOP	Bjørnstad 2806	KEN	Kenya: Baringo Distr., Lake Bogoria	Stedje 2000
	Drimia macrocarpa STEDJE	I. Nordal 2253	ETH	Ethiopia: Sidamo Region, 10 km N of Moyale	Stedje 2000
	Drimia maritima (L.) STEARN	I. Nordal 2511	ITA	Italy: Sicilia, Catania Distr., 2 km S of Aci Castello	Stedje 2000
	Drimia multisetosa (BAK.) JESSOP	B. Stedje 94/57	ZWE	Zimbabwe: Harare Distr., Mukuvisi Woodland, near Queensdale	Stedje 2000
	Drimia sanguinea (SCHINZ) JESSOP	B. Stedje 94/43	ZWE	Zimbabwe: Bulawayo Distr., c. 8 km along Bulawayo-Victoria Falls road	Stedje 2000
H920	*Drimia sp. 1*	G. Wrinkle	ZAF	S Africa: Orange Free State, Welkom	this paper
H921	*Drimia sp. 2*	G. Wrinkle	ZAF	S Africa: Orange Free State, Welkom	this paper
H202	*Duthiea senegalensis* (KUNTH) SPETA	I. Ebert & D. Bangoura H202	SEN	Senegal: Région de Thiès, 2 km N of Mbour, near Sali Portugal (95 12 13-F05)	Pfosser and Speta, 1999
H203	*Duthiea senegalensis* (KUNTH) SPETA	I. Ebert & D. Bangoura H203	SEN	Senegal: Kohane	this paper
H745	*Duthiea sp.*	I. Ebert & D. Bangoura	SEN	Senegal: Kohane, between Kaolack and Kaffrine (95 12 09-F02)	this paper
H943	*Duthiea sp.*	F. Speta	BWA	Botswana: c. 60 km SW Kasane, Muchene Lodge, Chobe river, 1000 m	this paper
H406	*Ebertia nana* (OYEWOLE) SPETA	I. Ebert & D. Bangoura H406	GIN	Guinea: Moyenne Guinée, SW of Labé (96 05 10-8/1)	Pfosser and Speta, 1999
H201	*Ebertia sp.*	I. Ebert & D. Bangoura 6.12.95 (LI)	SEN	Senegal: Région de Thiès, Ngazobil, ca. 5 km N of Joal-Fadiouth	this paper
H582	*Ebertia sp.*	I. Ebert & D. Bangoura	GIN	Guinea: Mamou close to Str. (96 05 05-2/1)	this paper
H744	*Ebertia sp.*	I. Ebert & D. Bangoura	GIN	Guinea: Labe (96 05 10-8/4)	this paper
H854	*Geschollia anomala* (BAKER) SPETA	W. Wetschnig	ZAF	S Africa: SE Cape Province, Morgan's Bay, c. 55 km NE of East London (FO 119)	this paper
H856	*Geschollia anomala* (BAKER) SPETA	W. Wetschnig	ZAF	S Africa: SE-Cape Province, Grahamstown, on top of a hill W of Caravan Park (FO 125)	this paper
H780	*Indurgia indica sensu lato 01*	S. Jha	IND	India: Bangalore	this paper
H837	*Indurgia indica sensu lato 03*	S. Jha	IND	India: Mysore	this paper
H788	*Indurgia indica sensu lato 09*	S. Jha	IND	India: Madras	this paper
H834	*Indurgia indica sensu lato 11*	S. Jha	IND	India: Pune	this paper
H833	*Indurgia indica sensu lato 12*	S. Jha	IND	India: Bangalore	this paper
H835	*Indurgia indica sensu lato 15*	S. Jha	IND	India: Mysore	this paper

Appendix - Liste der untersuchten Taxa

ID	Species	Collector/Voucher	Locality		Publication
H182	*Karoophila bolusii* MÜLLER-DOBLIES ined.	Müller-Doblies H182	ZAF	S Africa: Cape Province	Pfosser and Speta, 1999
H405	*Ledurgia sp.*	I. Ebert & D. Bangoura H405	GIN	Guinea: Moyenne Guinée, N of Pita, road to Hafia (96 05 09-7/1)	Pfosser and Speta, 1999
H796	*Ledurgia sp.*	I. Ebert & D. Bangoura	GIN	Guinea: Timbo, Cimet. (960507-6/3)	this paper
H872	*Litanthus pusillus* HARV.	W. Wetschnig	ZAF	S Africa: Cape Province, Worcester, c. 70 km ENE of Cape Town (FO 102)	this paper
H665	*Ozirоe acaulis* (BAKER) SPETA	M. Weigend	PER	Peru	this paper
H361	*Ozirоe biflora* (RUIZ & PAVON) SPETA	Coll. RBG Kew MWC 793	CHL	Chile	Pfosser and Speta, 1999
H362	*Ozirоe sp.*	Eggli & Leuenberger H362	CHL	Chile: Prov. Copiapo, 1 km on Panamericana N of turnoff to Bahia Inglesa and Caldera, 100-160 m	Pfosser and Speta, 1999
H862	*Ozirоe sp.*	K. Kubitzki & Feurer	CHL	Chile: 15 km SW Valparaiso	this paper
H913	*Rhadamanthopsis namibensis* (OBERM.) SPETA	G. Wrinkle	NAM	Namibia	this paper
H797	*Rhadamanthus mascarenensis* (BAKER) SPETA	M.F. Pfosser H797	MDG	Madagascar: Ankazomivady, 27 km S of Ambositra on granite rock close to road RN7	this paper
H801	*Rhadamanthus mascarenensis* (BAKER) SPETA	M.F. Pfosser H801	MDG	Madagascar: RN7, from Ambalavao to Fianarantsoa, c. 27 km S of Ambositra , rock behind prim. rain forest (FO25)	this paper
H409	*Rhadamanthus sp. 1*	Rafamantanantsoa H409	MDG	Madagascar: Antsalova region	Pfosser and Speta, 1999
H410	*Rhadamanthus sp. 2*	Rafamantanantsoa H410	MDG	Madagascar: Antsalova region	Pfosser and Speta, 1999
H606	*Rhadamanthus urgineoides* (BAKER in HOOKER) SPETA	M.F. Pfosser H606	MDG	Madagascar: E of Perinet Reserve, at Ambavaniasy S along a small river into primary rain forest (FO 13)	this paper
H831	*Rhadamanthus urgineoides* (BAKER in HOOKER) SPETA	M.F. Pfosser H831	MDG	Madagascar: primary forest E of Didy (FO 05)	this paper
H832	*Rhadamanthus urgineoides* (BAKER in HOOKER) SPETA	M.F. Pfosser H832	MDG	Madagascar: primary forest E of Didy (FO 05)	this paper
	Schizobasis intricata (BAKER) BAKER	Komas 2760	ZMB	Zambia: Mpunde	Stedje, 2000
H922	*Schizobasis intricata* (BAKER) BAKER	G. Wrinkle	ZAF	S Africa	this paper
	Schizobasis sp.	B. Stedje 94/54	ZWE	Zimbabwe: Harare Distr., Mukuvisi Woodland, near Queensdale	Stedje, 2000
H932	*Sekanama sanguinea* (SCHINZ) SPETA	F. Speta	NAM	Namibia: Distr. Outjo, c. 2 km W Outjo, 1390 m	this paper
H933	*Sekanama sanguinea* (SCHINZ) SPETA	F. Speta	BWA	Botswana: Game Reserve, Moremi, close to "Khwai River Lodge"	this paper
H934	*Sekanama sanguinea* (SCHINZ) SPETA	F. Speta	ZWE	Zimbabwe: Victoria Falls N.P.	this paper
H935	*Sekanama sanguinea* (SCHINZ) SPETA	F. Speta	BWA	Botswana: Moremi Game Reserve, c. 60 km W of North Gate	this paper
H936	*Sekanama sanguinea* (SCHINZ) SPETA	F. Speta	ZWE	Zimbabwe: Victoria Falls, opposite A´ Zambesi River Lodge, 920 m	this paper
H937	*Sekanama sanguinea* (SCHINZ) SPETA	F. Speta	NAM	Namibia: Distr. Windhoek, N Windhoek, Brakwater	this paper
H857	*Urginavia altissima* (L. F.) SPETA	W. Wetschnig	ZAF	S Africa: SE-Cape Province: 40 km N of East London, about 22 km E of Macleantown, about 12 km after branching off from road R 348 at Highland	this paper
H928	*Urginavia altissima* (L. F.) SPETA	F. Speta H928	NAM	Namibia: Distr. Grootfontein, c. 35 km SW Tsumeb, 1560 m	this paper
H929	*Urginavia altissima* (L. F.) SPETA	F. Speta H929	ZWE	Zimbabwe: Victoria Falls, NP close to water falls	this paper
H930	*Urginavia altissima* (L. F.) SPETA	F. Speta	BWA	Botswana: Moremi Game Reserve, c. 60 km W of North Gate	this paper
H931	*Urginavia altissima* (L. F.) SPETA	F. Speta	ZWE	Zimbabwe: Victoria Falls, opposite A´ Zambesi River Lodge, 920 m	this paper
H858	*Urginavia capensis* (L. F.) SPETA	W. Wetschnig	ZAF	S Africa: Gift from Karoo Bot. Gard., grows in Nature Reserve	this paper
H844	*Urginavia cf. capensis* (L. F.) SPETA	W. Wetschnig	ZAF	S Africa: Gift from Karoo Bot. Gard., grows in Nature Reserve	this paper

Appendix - Liste der untersuchten Taxa

ID	Species	Collector/Voucher	Locality		Publication
H439	*Urginavia micrantha* (A. RICH.) SPETA	K. Hildebrandt H439	ETH	Ethiopia: W-Schoa, Guder	Pfosser and Speta, 1999
H357	*Urginavia sp.*	I. Ebert & D. Bangoura H357	GIN	Guinea: Région de Moyenne Guinée, NW of Timbo	Pfosser and Speta, 1999
H714	*Urginavia sp.*	Presel	ZWE	Zimbabwe (Zimb01)	this paper
H864	*Urginavia sp.*	W. Wetschnig	ZAF	S Africa: Cape Province, S-coast, c. 6 km SSW of Swellendam (FO 55)	this paper
H915	*Urginavia sp.*	G. Wrinkle	ZAF	S Africa: Cape Province, Matjiesfontein	this paper
H946	*Urginavia sp.*	F. Speta	NAM	Namibia: Distr. Outjo, c. 2 km W Outjo, 1390-1450 m	this paper
H720	*Urginea fugax* (MORIS) SPETA	J. Sixtus	TUN	Tunisia: mountain close to Zaghouan	this paper
H869	*Urginea fugax* (MORIS) SPETA	M.F. Pfosser	ESP	Spain: Ibiza, 60 m	this paper
H900	*Urginea fugax* (MORIS) SPETA	Coll. M. Boscaiu	ITA	Italy: Sardegna, Sarroch, Sa Gruxi de Sa Cugurra	this paper
H852	*Urgineopsis cf. modesta* (BAKER)	W. Wetschnig	ZAF	S Africa: Cape Province, Namaqualand, c. 5 km SE of Niewoudtville (FO 35)	this paper
H924	*Urgineopsis sp. aff. tenellum* (BAKER)	G. Wrinkle		cult. HBV	this paper